



Le comportement alimentaire des primates : de la socio-écologie régime éclectique des hominidés

Claude Marcel Hladik

► To cite this version:

Claude Marcel Hladik. Le comportement alimentaire des primates : de la socio-écologie régime éclectique des hominidés. 2002. hal-00545803

HAL Id: hal-00545803

<https://hal.science/hal-00545803>

Preprint submitted on 13 Dec 2010

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Article publié en 2002 dans la revue de la Société Francophone de Primatologie:

HLADIK, C.M., (2002) — Le comportement alimentaire des primates : de la socio-écologie régime éclectique des hominidés. *Primatologie*, 5 : 421-466.

http://www.ecoanthropologie.cnrs.fr/pdf/ComportAlim_Prim.pdf

Le comportement alimentaire des primates : de la socio-écologie au régime éclectique des hominidés

Claude Marcel HLADIK

CNRS et MNHN (*Éco-Anthropologie et Ethnobiologie*), Paris

Résumé

La confrontation des théories actuelles de l'hominisation avec un ensemble de données sur le comportement alimentaire des primates non humains (publiées au cours des trois dernières décennies) permet de préciser les influences respectives des facteurs biologiques et culturels dans le déterminisme des choix alimentaires. En ce qui concerne les bases morphologiques des adaptations au régime alimentaire, cette revue (qui inclue et résume la plus grande partie des travaux de l'auteur), met en évidence un fonds commun à tous les primates que l'on retrouve chez l'humain. Elle permet ainsi de situer le point de bifurcation à partir duquel les influences de la transmission culturelle des préférences alimentaires dans les groupes d'hominidés deviennent prédominantes par rapport aux tendances que la socio-écologie a nécessairement modelées en fonction des environnements respectifs des différentes espèces de primates. Les variations observées de la perception gustative des différentes espèces constituent des clés d'interprétation dont l'étude serait encore à approfondir. En retour de ces considérations sur l'évolution des régimes alimentaires des primates, l'émergence des espèces d'hominidés à gros cerveau peut être expliquée selon un processus qui remet en cause les facteurs bioénergétiques et les variations des perceptions gustatives.

Mots-clés : stratégies alimentaires, socio-écologie des primates, perception gustative, allométrie du tractus digestif, gros cerveau, hominidés.

Key words : feeding strategies, primate socio-ecology, gustatory perception, gut allometry, large brain, hominids.

INTRODUCTION

Pour comprendre comment notre comportement alimentaire a été modelé au cours de l'évolution, nous devons remonter bien au-delà de la période au cours de laquelle se sont différenciés les *Australopithecus* et les premières espèces du genre *Homo*. Car la quête alimentaire, que ce soit pour un primate ou pour tout autre mammifère, dépend nécessairement de l'écosystème — cette sorte de “magasin à grande surface” où l'on peut se servir librement des produits disponibles —, de sa biodiversité et des diverses productions réparties à la fois dans l'espace et dans le temps selon la périodicité des phénomènes climatiques saisonniers. Les environnements, de même que les climats, ont changé au cours des 70 millions d'années pendant lesquelles les plaques continentales n'ont cessé de dériver, séparant l'Afrique des Amériques et emportant chacune leurs espèces de primates ainsi que leurs plantes (notamment les angiospermes, les nouvelles plantes à fleurs)

dont les fruits constituent la plus large partie des aliments disponibles. L'évolution des végétaux au cours de l'Ère Tertiaire permet de penser qu'en termes de disponibilités, et, très certainement aussi, en matière de goût, les environnements ont considérablement varié. Les différentes espèces de prosimiens, de singes et d'anthropoïdes, qui ont vécu ou vivent encore dans les forêts tropicales sont des acteurs de ces systèmes biologiques avec lesquels ils ont co-évolué ; car nous savons bien qu'un singe qui consomme les fruits pulpeux des angiospermes, en dispersant les graines dans ses fèces, agit à la manière d'un "jardinier de la forêt", choisissant les meilleurs fruits — meilleurs au goût, évidemment — préférentiellement aux autres. Il favorise ainsi les gènes des plantes dont les fruits sont les plus riches en sucres (Hladik, 1996).

En précisant ces données — qui concernent à la fois la répartition spatio-temporelle des ressources, les structures sociales des groupes de primates qui les utilisent et, dans ce contexte éco-éthologique, les perceptions des aliments potentiels — nous devons soigneusement éviter de nous laisser entraîner vers des interprétations centrées sur les concepts propres à nos actuelles cultures occidentales, notamment ceux qui délimitent la coupure entre "aliment" et "médicament". Ces notions sont souvent trop hâtivement extrapolées à l'animal. Laissons au primate sa part d'animalité en évitant la confusion des genres, et voyons précisément comment furent modelés les choix alimentaires des espèces actuelles et des hominidés qui nous ont précédés, afin de mieux cerner les limites du cadre culturel, souvent arbitraire, mais dont la biologie du comportement alimentaire constitue la matrice de base.

LE "PARTAGE" DES RESSOURCES, DU GALAGO AU CHIMPANZÉ

Chez les premières formes de prosimiens, ainsi que l'ont montré Charles-Dominique et Martin (1972), les insectes ont constitué la base protéique d'un régime mixte frugivore et insectivore que l'on retrouve aujourd'hui chez des primates nocturnes de petite taille comme les galagos d'Afrique tropicale ou les microcèbes de Madagascar. La notion de niche écologique permet de préciser les adaptations de ces espèces à l'alimentation, en combinant un "métier" et une "l'adresse" caractérisant chacune d'elle. Par exemple, la spécialisation d'un consommateur d'insectes concerne des catégories — chenilles se déplaçant lentement, ou, au contraire, les sauterelles rapides et difficiles à capturer ("métier") — dans un espace exploité ("adresse") qui, chez le *Galago demidovii*, inclut essentiellement les branches fines de la canopée qu'il prospecte à la recherche des insectes à déplacements rapides, dans les limites de son territoire.

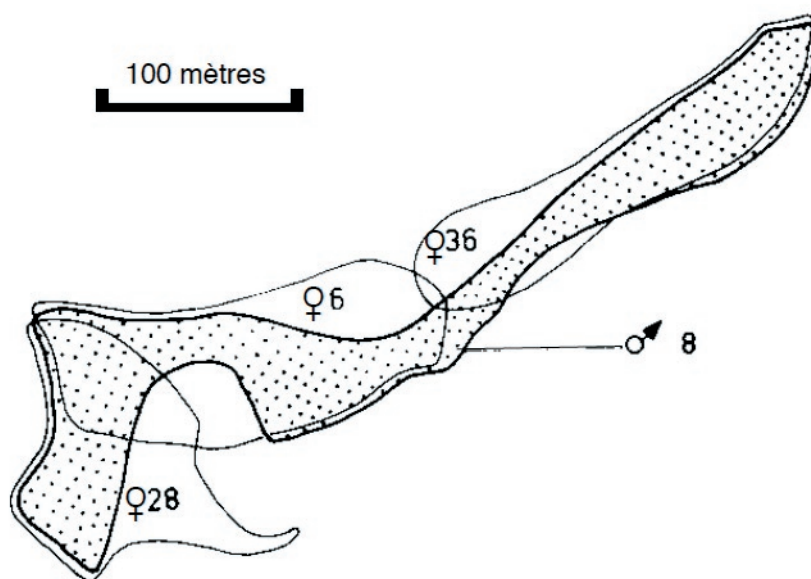


Figure 1. Territoires de trois femelles *Galago demidovii*, auxquels se superpose le territoire du mâle n° 8, dans une forêt secondaire du Gabon (d'après Charles-Dominique, 1977)

Figure 1. The territories of three females *Galago demidovii* overlapped by the territory of the male number 8, in a secondary forest of Gaboon (after Charles-Dominique, 1977)

La répartition dans l'espace des ressources alimentaires et leur biomasse détermine l'étendue des territoires. Dans ce cas encore, les primates ont des comportements tout à fait comparables à ceux de la plupart des autres mammifères qui défendent, face à leurs congénères, un territoire dont les limites sont relativement fixes et peuvent se maintenir sur plusieurs années. Par exemple en observant les galagos (*Galago demidovii*) qui habitent la canopée de la forêt du Gabon, Charles-Dominique (1977) a pu montrer que chaque femelle défend son territoire contre l'intrusion des autres femelles, ce qui découpe l'espace en une succession de petites parcelles de moins d'un hectare ; mais à ce maillage des territoires des femelles, se superpose celui des territoires des mâles, en général beaucoup plus étendus car chacun d'eux se superpose au territoire de plusieurs femelles (Figure 1). C'est évidemment la disponibilité des aliments (fruits et insectes) au cours du cycle annuel qui détermine, pour l'ensemble de tous les territoires habités (dont la taille s'est ajustée à cette contrainte), la possibilité de survie des populations de galagos. Un tel système de petits territoires individuels où les localisations des femelles et des mâles se superposent dans l'espace pour y " partager " les ressources disponibles (bien évidemment, chacun prélève indépendamment ce qui lui est nécessaire), correspond à une condition primitive que l'on retrouve chez beaucoup de prosimiens.

Il est remarquable que ce système " primitif " de répartition des ressources alimentaires se retrouve, en grande partie, chez le chimpanzé. Dans les vastes territoires des groupes de chimpanzés observés par Wrangham (1979) en Afrique de l'Est, les femelles collectent les fruits et les insectes en se déplaçant individuellement, chaque jour, dans une petite partie du territoire du groupe, alors que les mâles sont très mobiles sur une surface beaucoup plus grande où il peuvent occasionnellement capturer du petit gibier. Des primatologues ont même voulu interpréter ces caractéristiques actuelles du comportement des chimpanzés, comme ayant entraîné par la suite le partage des travaux domestiques entre les hommes et les femmes, tel qu'on l'observe actuellement chez la plupart des populations humaines vivant de chasse et de cueillette, avec les femmes qui ramassent les fruits et les graines sans se déplacer beaucoup et les hommes qui pratiquent la chasse sur de plus vastes espaces (Galdikas et Teleki, 1981). Cette interprétation sur l'origine du partage des différents travaux relatifs à la quête alimentaire entre mâles et femelles, apparaît comme une extrapolation beaucoup trop rapide en fonction des normes culturelles humaines ; en revanche la plus grande mobilité des mâles et l'utilisation différentielle des ressources alimentaires qui en résulte semble bien correspondre à une forme primitive des comportements territoriaux des primates qui s'est maintenue jusqu'à nos jours.

Ce système de partage des ressources a des conséquences évidentes sur les choix alimentaires possibles, en fonction de la répartition des végétaux et de la structure des différents milieux. J'en avais observé un exemple frappant au Sri Lanka, lorsque ce pays s'appelait encore Ceylan, sur les primates qui cohabitent dans une forêt de la zone sèche (Hladik & Hladik, 1972). Dans cette forêt semi-caducifoliée (où, contrairement aux forêts denses, une partie des arbres perdent périodiquement tout leur feuillage), le nombre relativement faible des espèces végétales a permis de réaliser un inventaire exhaustif, tous les arbres étant identifiés sur un cliché aérien, pris à basse altitude. Les cartes de répartition des végétaux (Figures 2 et 3) ainsi établies par A. Hladik couvrent plus de 100 hectares, c'est-à-dire la totalité des territoires des groupes de primates observés par des chercheurs de la Smithsonian Institution avec lesquels nous partageons les résultats des observations. Ce terrain d'étude avait évidemment été choisi en raison de la facilité d'observation des singes, habitués à la présence de pèlerins bouddhistes qui les respectent depuis des siècles. Cela nous a permis de suivre les animaux de très près, du matin au soir, pour observer ce qu'ils mangeaient et calculer les quantités incluses dans le menu de chacun.

Un échantillonnage des productions ayant été effectué par des méthodes plus traditionnelles (collecte des fruits sur des surfaces-échantillons, comptages, etc.), nous avons pu également calculer les quantités d'aliments disponibles, d'après les surfaces des canopées sur les photos aériennes, dans chacun des territoires des différents primates que suivaient nos collègues américains et cinghalais. J'insiste sur le nombre de chercheurs impliqués dans ce travail auquel collaboraient aussi des étudiants de l'Université de Peradeniya, car il reste encore actuellement unique en son genre par la précision du calcul des productions des aliments potentiels sur un large échantillon de forêt. Il a permis de comprendre comment pouvaient se différencier les choix alimentaires, même entre des primates morphologiquement très semblables.

Figure 2. Répartition des ressources végétales dans les territoires de trois groupes de Langurs gris (*Presbytis entellus*) dans une forêt du Sri Lanka, en bordure d'un plan d'eau (Parakrama Samudra). Les canopées de tous les arbres sont représentées en différenciant celles qui sont les plus utilisées par cette espèce (d'après Hladik & Hladik, 1972).

Figure 2. Distribution of food resources throughout the territories of three groups of gray langurs (*Presbytis entellus*) in the semi-deciduous forest of Sri Lanka limited by the tank Parakrama Samudra. All tree canopies are shown, with different shades applied to the most used food species (after Hladik & Hladik, 1972)



Nous étions en présence des groupes de langurs gris (*Presbytis entellus*) comptant 12 à 25 individus bien visibles lorsqu'ils descendent au sol, ainsi que de petits groupes (4 à 7 individus) d'une autre espèce de Langur (*Presbytis senex*) beaucoup plus discrète et exclusivement arboricole, initialement nommée " langur à face pourpre " (à cause de la couleur d'un spécimen mal conservé). Enfin, dans cette même forêt, les troupes de macaques à toque (*Macaca sinica*) utilisaient des territoires beaucoup plus vastes. Les Figures 2 et 3 montrent les territoires des deux espèces de langurs, avec la répartition des végétaux les plus importants dans l'alimentation de chacune d'elles. On remarque, par exemple sur la figure 3, que l'arbre le plus commun, *Adina cordifolia*, dont les feuillages, les fleurs et les fruits sont abondamment consommés par le *P. senex*, est réparti de façon relativement homogène (beaucoup plus homogène que tous les autres végétaux), ce qui permet à chaque groupe de disposer, dans son territoire de faible étendue (2 à 7 hectares) d'un nombre d'arbres assez comparable. En revanche, les végétaux consommés par le Langur gris, *P. entellus*, davantage disséminés dans l'espace, ne pourraient pas être régulièrement répartis dans de petites unités territoriales ; et seuls les territoires plus vastes (10 à 15 hectares) des groupes plus nombreux de ce primate, permettent un " partage " à peu près équitable de ressources plus diversifiées.

La production et la quantité de nourriture disponible pour chacun des groupes de primates ont ainsi pu être calculées avec une précision suffisante, en parallèle avec la mesure de la consommation. Au total, les deux espèces de langurs qui sont morphologiquement comparables, disposent des mêmes quantités et consomment quasiment les mêmes poids d'aliments. Tout se joue sur la diversité des plantes consommées et sur la composition du régime alimentaire qui en résulte tout au long du cycle saisonnier. Dans les petits

territoire de *P. senex*, les choix portent nécessairement sur les plantes les plus communes (comme *Adina cordifolia*) qui sont aussi les plus fibreuses et les plus pauvres en éléments nutritifs. Dans les territoires plus vastes de *P. entellus*, l'alimentation comprend un plus grand nombre de végétaux, davantage dispersés et dont les fruits sont plus consommés (notamment les figes sauvages du genre *Ficus*), avec une densité énergétique plus élevée. Enfin, dans le cas du macaque à toque dont les vastes territoires (30 à 50 hectares) dépassent les limites de la figure 3, la diversification du régime alimentaire est presque dix fois plus grande (en nombre d'espèces consommées) que celle des langurs ; et les apports énergétiques de leur régime sont également beaucoup plus importants.

Ce "modèle langur" est fort instructif car il montre par quels mécanismes comportementaux peuvent se différencier les niches écologiques de deux espèces voisines, toutes deux frugivores et folivores, avec un appareil digestif très semblable, dont la morphologie permet de digérer d'importantes quantités d'aliments fibreux. Sans entrer dans le détail de l'organisation sociale de ces groupes de primates, il apparaît que les petits groupes peu mobiles sur de petits territoires ne peuvent fonctionner que sur les ressources réparties de façon homogène. Plus le territoire est grand, avec des groupes plus importants, et plus l'alimentation peut se diversifier. Le problème d'une relation de cause à effet, à savoir que le régime plus diversifié de *P. entellus* aurait entraîné la constitution de groupes plus vastes que chez *P. senex* (avec les structures sociales que cela implique) n'a pas plus de sens que celui de l'origine de la poule ou de l'œuf : en fait, c'est la relation entre le système social et le système écologique qui permet de différencier les niches écologiques.

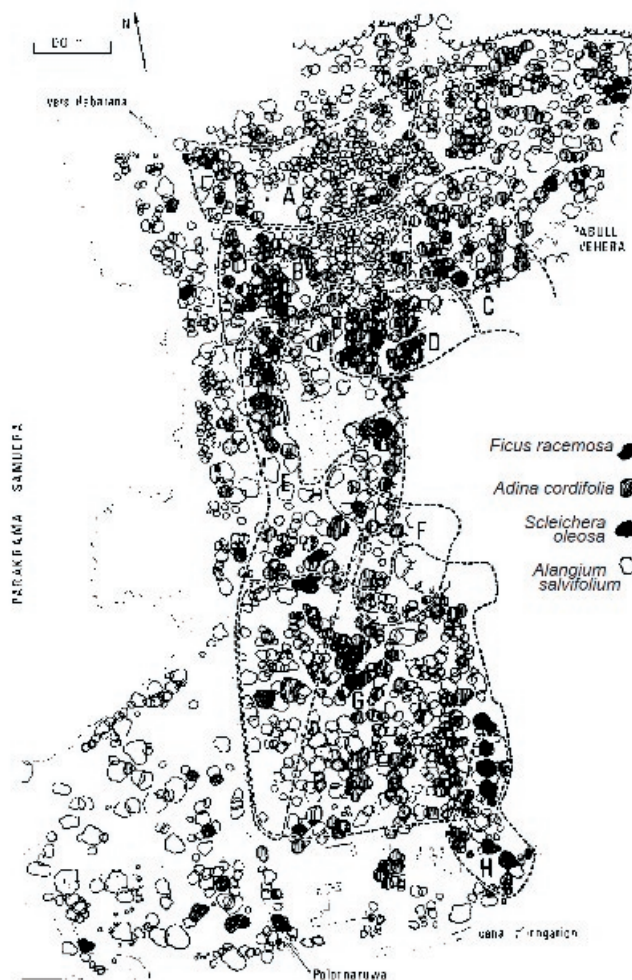


Figure 3. Répartition des ressources alimentaires dans les territoires de 8 groupes de *Presbytis senex*, (sur le même terrain d'étude que pour la Figure 2). Les territoires sont de plus faible dimension que ceux de *P. entellus* ; cependant la répartition plus homogène des ressources dont ils se nourrissent laisse à chacun des groupes l'accès à une quantité suffisante de chacune des espèces végétales (d'après Hladik & Hladik, 1972).

Figure 3. Distribution of food resources in the territories of 8 groups of *Presbytis senex* (same field study as for Figure 2). Territories are smaller than those of *P. entellus* ; however, due to the homogeneous distribution of specific food resources each group can use these food species (after Hladik & Hladik, 1972).

Non seulement les groupes se maintiennent sur leur territoires, mais également les comportements alimentaires de chaque espèce persistent au cours du cycle saisonnier, la plus mobile (*P. entellus*) consommant toujours une quantité plus élevée de fruits et de repousses de feuillages, alors que *P. senex* consomme davantage de feuillages fibreux. La première espèce a un régime sensiblement plus énergétique, incluant une plus grande quantité de sucres ; et elle a besoin de cette énergie pour conserver sa plus grande mobilité vers des sources de nourriture dispersées dans son plus vaste territoire.

Nous avons été amenés à nous demander si ces subtiles différences pouvaient être basées sur une différenciation du système de perception gustative, l'espèce la plus mobile pouvant être davantage motivée dans sa quête d'aliments plus riches en sucres mais aussi plus dispersés. Car la régulation du comportement alimentaire dépend à la fois d'une réponse conditionnée à long terme, par le plaisir que procure la sensation de réplétion (il suffit de manger l'aliment le plus abondant, par exemple *Adina cordifolia*) mais également par la réponse immédiate et le plaisir que procure le goût perçu, en particulier celui des sucres dans les pulpes des fruits. Les organes de la gustation, ce sens chimique intimement lié à l'odorat par lequel on perçoit une partie des substances dissoutes dans les pulpes des fruits, constituent, de fait, la partie avancée du système digestif et nous mettent en relation avec notre environnement.

De ce point de vue, les Macaques se différencient des Langurs d'une façon encore plus évidente. Ces primates d'Asie, comme les Sajous en Amérique et les Cercopithèques en Afrique ont des dépenses énergétiques particulièrement importantes, avec un régime frugivore diversifié qui exige de longs trajets et un effort soutenu. Soutenir une telle motivation nécessite une récompense immédiate, une plus grande satisfaction à partir des stimulations gustatives qui, nous le savons maintenant, entraînent la production de substances de type opiacées dans le "centre du plaisir" de l'encéphale (Fantino *et al.*, 1986 ont présenté une démonstration de l'effet de ces endorphines).

Les territoires des chimpanzés sont parmi les plus étendus de tous les primates, en relation avec la taille des individus et des groupes : la quête alimentaire nécessite donc d'être soutenue par une motivation et un plaisir encore plus grands. Les petites différences, bien réelles, entre les comportements des mâles et des femelles ne semblent pas faire varier significativement la dépense énergétique nécessairement très élevée pour l'acquisition des ressources les plus dispersées. Cependant, la répartition irrégulière des arbres à fruits (notamment ceux du genre *Ficus*) et les différences dans la mobilité spatiale peuvent correspondre à des sensibles différences des choix alimentaires, comme nous l'avons montré dans le cas des langurs.

DE LA NÉCESSITÉ ET DU PLAISIR DE MANGER DES INSECTES

L'utilisation des insectes comme source de protéines est un trait primitif, caractéristique des petits prosimiens nocturnes, que l'on retrouve aussi chez de nombreuses espèces de primates forestiers, Macaques, Sajous, Cercopithèques (Hladik, 1981). Cela permet de compenser la faible teneur en produits azotés des fruits consommés par toutes ces espèces. Depuis que Goodall (1963) les a observés en Tanzanie, nous savons aussi que les chimpanzés capturent les termites en plongeant une fine baguette dans l'ouverture d'une termitière pour ensuite consommer les insectes qui restent accrochés à cet "outil" ; ailleurs ce sont des fourmis qu'ils capturent avec la même technique et l'on a pu observer de nombreuses variantes de ces comportements, transmises au sein des groupes comme une forme de proto-culture (Ducros *et al.*, 1998), ainsi que Boesch (2001) en a montré de nombreux aspects spectaculaires.

Il m'a été donné d'assister à un spectacle tout aussi surprenant dans la forêt du Sri Lanka où nous avons observé les langurs et les macaques dont nous parlions plus haut. Le macaque à toque (*Macaca sinica*) qui consacre beaucoup de temps à la recherche des insectes peut pratiquer une forme de "pêche" depuis le sommet d'un arbre. Nous avons vu ces singes qui semblaient tirer sur un fil invisible, très rapidement, en remontant une proie à peine visible qu'ils portent à leur bouche avant de recommencer leur manège depuis une autre

branche. Il s'agissait d'une petite chenille qui se laisse tomber vers le sol à l'approche d'un mouvement, tout en restant attachée au fil de soie qui se déploie rapidement derrière elle. Les chenilles échappent généralement aux prédateurs pour revenir ensuite vers l'arbre nourricier en utilisant leur fil comme une corde de rappel. Mais les macaques apprennent très vite à attraper le fil et à le tirer à une vitesse supérieure à celle de la chenille qui génère la soie...

En ce qui concerne les implications strictement nutritionnelles de ces comportements, il apparaît que les insectes ne peuvent constituer l'essentiel de l'alimentation que pour des primates de petite taille comme les galagos ; car un singe de plus grande dimension, recherchant à vue des sauterelles ou des chenilles, n'est pas capable d'en attraper beaucoup plus qu'un petit prosimien ; et cette quantité (une centaine de grammes par jour) serait nettement insuffisante pour couvrir ses besoins nutritionnels. En fait, les grands singes trouvent beaucoup de protéines dans les végétaux en cours de croissance, les jeunes feuilles en particulier, qu'il consomment en alternance avec les fruits. Alors, pourquoi les chimpanzés consacrent-ils tant d'heures à capturer des termites ou des fourmis qui ne constituent pour eux qu'un faible apport alimentaire ? La réponse a été donnée par les résultats des analyses de tous les aliments consommés et en particulier par les teneurs en acides aminés essentiels, indispensables à l'équilibre du régime (Hladik, 1977). Les végétaux consommés par les chimpanzés du Gabon — notamment les tiges d'*Hypselodelphis violacea* et les feuilles de *Baphia leptobotrys* — n'apporteraient pas assez de leucine, de lysine et de thréonine s'ils n'étaient accompagnés par les petites quantités d'insectes, notamment les nids des fourmis (*Ecophilla longinada* et *Macromiscoides aculeatus*), très abondants en forêt et particulièrement appréciés.

Les choix alimentaires de tous les mammifères sont déterminés, en fonction de la couverture des besoins en acides aminés indispensables, en minéraux, en vitamines, etc., par des processus de conditionnement dont nous avons résumé par ailleurs les principales étapes (Hladik & Simmen, 1996). Dans tous les cas, c'est essentiellement le plaisir gustatif qui est modulé et ce sont les aliments les plus appréciés par l'animal ou par l'Homme qui lui apportent les éléments indispensables à son équilibre.

Dans les forêts tropicales, les insectes constituent encore actuellement des apports alimentaires de première importance, fort appréciés des humains. Les termites et les chenilles sont les ressources animales les plus abondantes, car, dans la chaîne alimentaire, ils sont directement dérivés de la production primaire (le feuillage et le bois) dont ils se nourrissent. Ces insectes sont utilisés par les Pygmées et par d'autres populations forestières (Takeda & Sato, 1996 ; Ramos-Elorduy, 1996). Cuits en sauce ou rôtis sur la braise, ce sont des mets délicats, les termites reproducteurs bien gras au moment des éclosions ayant un goût qui rappelle celui de l'arachide, tandis que les chenilles de plusieurs espèces, récoltées en grande abondance lorsqu'elles descendent des arbres dont elles ont consommé les feuillages pour venir se nymphoser au sol, perdent un peu de leurs excellentes qualités organoleptiques d'aliments frais (Figure 4) lorsqu'elles sont fumées et séchées pour être consommées dans les mois qui suivent.



Figure 4. Un plat de chenilles cuites avec des feuilles émincées de *Gnetum africanum*, prêtes à la consommation : ces larves d'insectes constituent actuellement un apport protéique de grande importance dans l'alimentation des populations forestières des régions tropicales.

Figure 4. A dish of cooked caterpillars mixed with minced leaves of *Gnetum africanum*. Insect larvae are important food resources, providing a large amount of protein to forest people of tropical Africa.

De ces pratiques actuelles des populations humaines des forêts tropicales, on peut déduire qu'avec d'autres invertébrés ou petits vertébrés faciles à attraper (achatiques, tortues), les insectes ont toujours constitué, pour les primates de la lignée des hominidés, une ressource importante. Beaucoup plus importante que le gibier, au moins à l'origine, était cette manne que constituent les insectes ; car chez les chimpanzés de l'Afrique de l'Est qui consomment des potamochères, des petites antilopes ou des jeunes singes lorsqu'ils peuvent les capturer (Wrangham, 1977), la viande de ces animaux constitue moins de 0,5 % de l'alimentation totale, alors que les insectes constituent un complément riche en graisses et en protéines atteignant 4 % (Hladik, 1977). Dans la forêt de Taï (Afrique de l'Ouest), Boesch (2001) nous indique qu'un chimpanzé mâle consomme une moyenne de 186 g de viande par jour ; cependant, même dans ce cas de consommation importante, les juvéniles des deux sexes qui ont les plus grands besoins de protéines au cours de leur croissance, n'ont pratiquement pas accès à cette ressource en viande de gibier. En revanche, leur mère leur montre comment casser des noix de *Coula edulis* (riches en graisses et en protéines) et comment positionner correctement la brindille qui leur permet de " pêcher " les termites et autres insectes.

Le plaisir qui accompagne cette consommation de matière animale apparaît comme évident à un observateur, qu'il s'agisse de la viande des vertébrés ou des insectes. La viande, consommée par petit lambeaux, est parcimonieusement distribuée par le chimpanzé qui détient la carcasse aux autres animaux du groupe qui s'approchent en tendant la main : ces étonnantes séances de partage de nourriture entre les chimpanzés adultes peuvent durer plusieurs heures (Teleki, 1973). De plus, les morceaux de chair animale sont mâchés avec des feuillages — par les chimpanzés de Tanzanie — ou avec des raclures d'écorce — par les chimpanzés du Gabon, pour accompagner, par exemple, la chair d'un oisillon — et cette forme élémentaire d'association de deux aliments, que l'on pourrait qualifier de " proto-cuisine ", amène les animaux à mâcher très longuement et permet aussi de prolonger le plaisir gustatif...

Car il ne fait aucun doute que les peptides solubles et certains acides aminés, notamment les dérivés de l'acide glutamique sont perçus, et fort agréablement, par les chimpanzés et par l'Homme. Les chercheurs japonais (Kawamura & Kare, 1987) ont introduit le terme *Umami* (qui signifie " très bon ") pour désigner ce goût particulier du glutamate de sodium, un adjuvant classique de la cuisine orientale, goût que l'on retrouve dans les bouillons de viande ou dans la délicate chair des crabes. La perception de ces saveurs agréables a précédé l'émergence du genre *Homo* qui, par la suite, en a amplifié les effets dans ses préparations culinaires.

LES SUCRES DES FRUITS, UNE AUTRE SOURCE DE PLAISIRS ET UN MOTEUR DE L'ÉVOLUTION

N'oublions pas cependant que les fruits constituent, pour la majorité des primates, l'essentiel de la nourriture. Leurs pulpes sucrées sont particulièrement appréciées, même par les prosimiens en grande partie insectivores. Les sucres solubles (principalement le fructose, le glucose et le saccharose) sont des substances relativement abondantes et concentrées dans les fruits de nombreuses espèces ; et les forêts tropicales produisent en moyenne deux à trois tonnes de fruits par hectare et par an (correspondant à 500 kg de matière sèche ; Hladik, 1981).

La perception agréable de ce que nous nommons le " goût sucré " semble un trait commun à tous les primates. Toutefois, la perception des goûts, comme celle des couleurs, est un phénomène subjectif et nous ne pouvons pas savoir si la perception des autres espèces (ou de nos semblables) est analogue à la nôtre. Seuls les tests de choix préférentiels permettent de comparer les espèces entre elles ; et l'on peut considérer cette mesure comme une façon objective de mesurer la préférence (ou le plaisir) de l'animal en fonction des concentrations en sucre des solutions testées, par rapport aux réactions vis-à-vis d'une solution témoin.

Les organes de la gustation grâce auxquels nous percevons une partie des substances dissoutes dans les pulpes des fruits, constituent une sorte de sonde permettant d'en évaluer la valeur nutritive. De ce point de vue, l'environnement gustatif des premiers primates était certainement fort différent de notre univers actuel

qui est l'aboutissement provisoire des grands courants de l'évolution des animaux et des plantes, depuis la fin de l'ère secondaire, après que l'Afrique et l'Eurasie se soient séparées de la masse continentale qui constitue actuellement le " Nouveau Monde ". Sur ces différents continents, les plantes à fleurs et à fruits charnus se sont diversifiées en même temps que les primates, ceux-ci contribuant à la dissémination dans leurs fèces des graines des fruits les plus sucrés. Les gènes des plantes dont les fruits sont les plus riches en sucres ont été (et sont encore) favorisés par les choix préférentiels qu'en font les animaux disséminateurs des graines, d'une façon aussi efficace que par la sélection empirique qui a été, pendant des siècles, appliquée par l'Homme aux espèces cultivées (Hladik & Hladik, 1967).

Il en résulte que les pulpes des fruits des forêts tropicales ont des teneurs en sucres qui, très souvent, avoisinent celles des variétés les plus succulentes sélectionnées par les horticulteurs. Par exemple, dans la famille des Anacardiacees dont on connaît, en culture, les fruits de variétés de manguier contenant 20 % de sucres (pourcentage du poids frais), on trouve également des fruits du genre *Trichoscypha* (le " raisin de brousse ") dont les formes sauvages sont vendues sur les marchés africains ; et parmi les Burséracées, le genre *Santiria* présentes des formes avec une quantité de sucre exceptionnelle (les trois quart de la matière sèche) ce qui constitue une véritable confiture !

Au cours des phases de co-évolution, les organes de la gustation des primates ont ainsi été une " cible " à laquelle la composition des pulpes des fruits tendait à s'adapter par le jeu des forces de la sélection naturelle, tandis que, simultanément, les organes de la gustation devaient permettre de mieux percevoir la composition des plantes. Les adaptations qu'engendrent ces forces de sélection peuvent aboutir parfois à des formes surprenantes, notamment lorsqu'une espèce profite de certains " avantages " en mimant une autre espèce. Dans ce domaine du mimétisme, on connaît bien, par exemple, le cas d'un papillon qui ressemble à une guêpe, grâce à quoi il n'est jamais consommé par les oiseaux, sans pour cela qu'il ne soit vénéneux (mimétisme Batésien). Nous avons également montré que, d'une façon comparable, certaines plantes produisent des substances qui " miment " un goût sucré. Elles profitent ainsi de la façon dont les sucres des fruits sont perçus par les primates disséminateurs des graines. Nous avons décrit ce phénomène sous le nom de " mimétisme biochimique " (Hladik & Hladik, 1988), cas dans lequel la plante fait une économie sur la production d'une grande quantité de sucre qui est normalement indispensable au fonctionnement de cette relation plante-animal. Ainsi une petite liane de la forêt tropicale africaine, *Dioscoreophyllum cumminsii* a des fruits rouges avec un goût extrêmement sucré (tel que perçu par l'Homme) mais qui ne contiennent pas de sucre. Il en est de même les fruits de *Pentadiplandra brazzeana* où, nous avons mis en évidence la présence d'une protéine sucrante agissant à très faible dose. Ces fruits sont généralement connus et appréciés des enfants : au Gabon où nous avons collecté cette dernière espèce, elle est nommée " oubli " dans la langue vernaculaire locale, parce que, dit-on, l'enfant qui en mange le fruit en oublie de revenir au village vers sa mère...

Ces fruits mimant le goût sucré sont évidemment une rare exception parmi les plantes à fruits charnus. Pour les singes qui les consomment et contribuent à la dissémination des graines, il n'y a pratiquement aucun apport énergétique par ces pseudo-aliments à " faux sucres " et seule une récompense sensorielle résulte de leur ingestion. Ce système de mimétisme n'a pu émerger et ne peut se maintenir, comme dans les autres cas, qu'en présence d'un modèle, c'est à dire, dans un milieu où un grand nombre de végétaux produisent des fruits sucrés réellement nutritifs pour les consommateurs.

Les " faux sucres ", produits naturels ayant des effets semblables à celui de substances de synthèse découvertes par hasard, comme la saccharine ou l'aspartame, n'agissent pas sur les organes gustatifs de tous les primates. Si les Anthropoïdes et les autres grands primates d'Afrique montrent une préférence pour les solutions de " faux sucres ", en revanche, les singes américains qui ont évolué séparément en sous-ordre des platyrhiniens ne font pas la différence entre de l'eau pure et une solution de " faux sucres " qui nous semble extrêmement sucrée (Hellekant *et al.*, 1993). Cette dichotomie correspond à des différences au niveau périphérique du système de perception gustative des primates dont on ne connaît pas encore précisément tous les mécanismes (Hladik & Simmen, 1996). On sait que dans les cellules des bourgeons du goût de la langue, des protéines servent aux liaisons initiales, au niveau de la paroi cellulaire. Il est donc vraisemblable que

ces protéines se sont différenciées au cours de l'évolution parallèle des primates du Nouveau et de l'Ancien Monde, après quoi les plantes produisant des “ faux sucres ” ont été sélectionnées, en Afrique, en fonction des possibilités de perception des primates d'Afrique et c'est pour cela que, comme tous les primates d'origine africaine, nous percevons ces produits comme sucrés. Au moins dans ce cas, il existe une différence nette dans l'univers gustatif tel qu'il est perçu par différents primates. Peut-être pourrions-nous un jour utiliser ces “ faux sucres ” dans les aliments allégés dont les agro-industriels cherchent à améliorer la qualité avec des substances naturelles nouvellement découvertes.

À côté des arguments qu'apporte la physiologie comparée des systèmes de perception, une réaction de base commune à tous les primates montre une grande homologie dans les effets des perceptions gustatives sur le comportement alimentaire. Il s'agit du “ réflexe gusto-facial ” qui existe chez le nourrisson dès sa naissance, avant tout apprentissage. Steiner (1970) a montré qu'un bébé réagit à une solution de sucre déposée sur sa langue, de façon stéréotypée, avec les muscles du visage relaxés un réflexe de succion, tandis qu'une solution de quinine déclenche un rejet immédiat avec les lèvres et le visage contracté (Figure 5). Il s'agit bien d'un réflexe génétiquement programmé et non pas d'un simple effet du plaisir ou du déplaisir causé par la sensation gustative car les mêmes réactions ont été observées chez des bébés anencéphales (dépourvus des aires associatives du cortex cérébral). Toutefois ce réflexe gusto-facial se trouve rapidement associé au plaisir (ou au déplaisir) de la sensation gustative, en particulier chez le jeune humain entouré de la sollicitude de ses parents qui renforcent par des sourires et des câlins la sensation agréable qu'ils ont cru déceler dans les premières réactions de leur enfant (Chiva, 1985). Chez les nouveaux-nés des primates de toutes les espèces qui ont été testées, on a retrouvé le même réflexe gusto-facial (Steiner & Glaser, 1984 ; Steiner *et al.*, 2001) qui, avant toute expérience alimentaire, permettra d'associer le goût des sucres à une sensation plaisante et d'éviter d'ingérer les produits amers, potentiellement toxiques.

Figure 5. Extraits d'enregistrements vidéo de Matty Chiva montrant les caractéristiques du réflexe gusto-facial du nouveau-né, selon que l'on dépose sur sa langue une solution sucrée (à gauche) ou une solution amère (à droite).



Figure 5. Frames from a video tape of Matty Chiva, showing the gusto-facial reflex of a newborn after a sugar solution was dropped on his tongue (left) and for a bitter solution (right).

Tous les primates n'ont cependant pas les mêmes possibilités de discrimination gustative et il existe des différences nettes entre les espèces concernant les seuils de reconnaissance du fructose et du saccharose (la concentration à partir de laquelle on met en évidence une différence de consommation entre de l'eau légèrement sucrée et de l'eau pure). Pour le saccharose, ce seuil se situe à 6 millimoles (mM) pour l'espèce la plus sensible

au sucre et à 330 mM pour le primate le moins sensible. Cela correspond à des solutions allant de 2 grammes à 113 grammes de sucre par litre ; et ainsi le goût sucré de la plupart des pulpes des fruits est bien perçu, mais pas par tous les primates dont les performances varient considérablement. Il existe également des différences entre espèces dans les réactions supra-limaires, c'est-à-dire vis-à-vis des solutions les plus concentrées, dont Simmen (1992) a montré toute l'importance dans le comportement alimentaire : les primates frugivores réagissent davantage aux solutions sucrées dès que le seuil est dépassé.

Les comparaisons des sensibilités des différents primates vis-à-vis de solutions de fructose et de saccharose ont donné un résultat qui peut surprendre : ce sont les espèces de grand format qui ont les meilleures performances gustatives ; et le genre *Homo* est, de ce point de vue, bien placé parmi les primates de grande taille à grande sensibilité gustative (Simmen et Hladik, 1998). Nous pouvons expliquer cette tendance globale (Figure 6) comme résultant d'une pression de sélection constante, les primates de grande taille devant couvrir les plus grands besoins énergétiques. Chez ces grands primates, la meilleure sensibilité leur permet de percevoir un goût " sucré " (ou " agréable " et correspondant à une tendance à consommer) pour les fruits d'un plus grand nombre de végétaux, ce qui leur permet d'obtenir un apport énergétique plus élevé en consommant, au total, une plus grande quantité de fruits.

Figure 6. Relations allométriques entre le poids corporel et le seuil de perception du saccharose chez les primates non humains. Compte tenu de la variabilité entre populations, *Homo sapiens* se situe sur la même droite de regression.

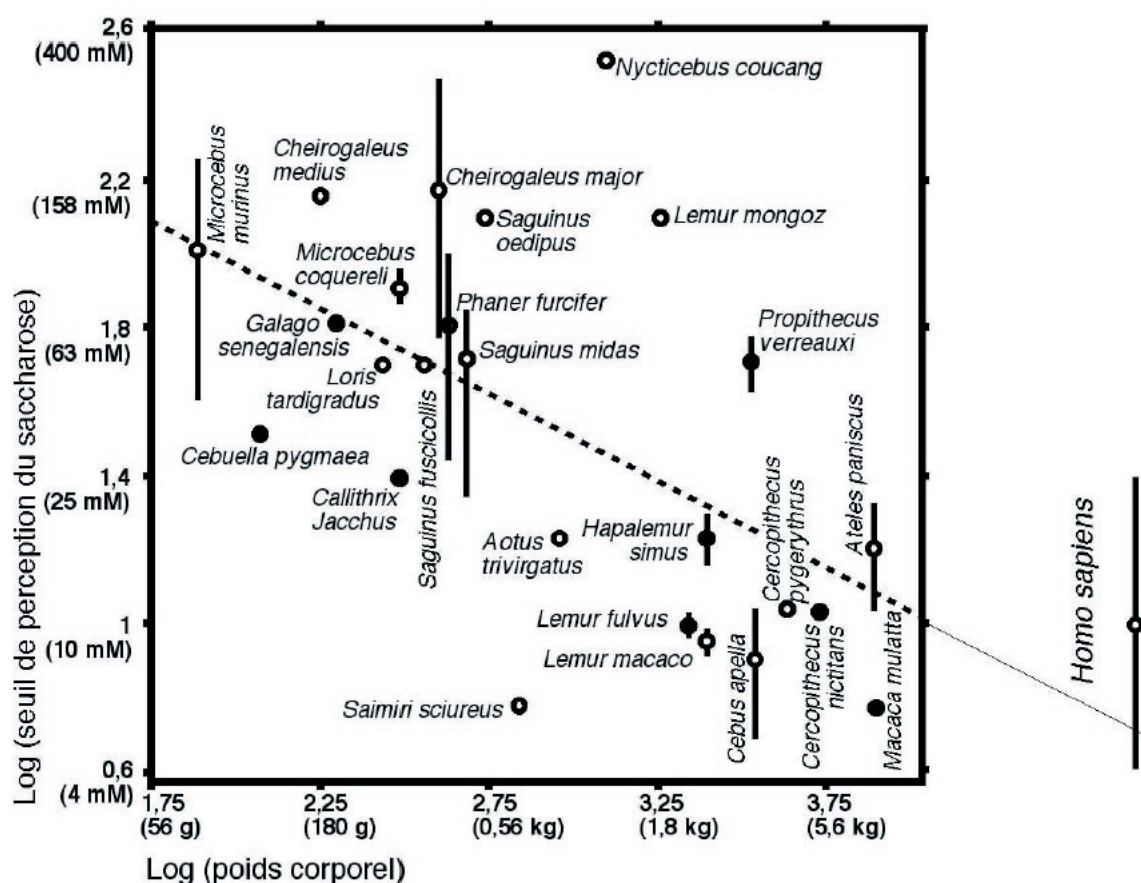


Figure 6. Allometric relationships between body weight and taste threshold for sucrose among non human primate species. *Homo sapiens* is located on the same regression line (with a large variation of taste threshold among populations).

En fait, si ce principe général d'allométrie (performance gustative en rapport avec la taille de l'animal) est bien statistiquement démontré, on remarque aussi que certains primates s'éloignent, par leurs caractéristiques gustatives, de la valeur-seuil que le " modèle " aurait permis de calculer en fonction de leur masse corporelle. Par exemple chez *Saimiri sciureus*, ce petit singe-écureuil qui forme de vastes bandes dans les forêts humides d'Amérique tropicale, l'acuité gustative est bien meilleure que celle des primates de même taille (le seuil se situe à des concentrations de sucre extrêmement faibles) et nous savons aussi que cette espèce doit compenser par un bon apport énergétique, une activité de recherche de fruits et d'insectes sur des territoires de plus de 50 hectares (Terborgh, 1983). Inversement, le seuil de gustation est très élevé (faible acuité gustative) chez le loris lent, *Nycticebus coucang*, un prosimien d'Asie grand consommateur d'insectes mais avec une niche écologique très particulière ; cet animal est spécialisé dans la recherche des proies peu mobiles qui sont délaissées par les autres consommateurs d'insectes, en raison d'une odeur et d'un goût repoussants — c'est le cas, par exemple, de certaines punaises (Petter & Hladik, 1970). Ces petites proies sont particulièrement abondantes et faciles à trouver mais il faut pouvoir résister aux effets toxiques des substances qui les protègent et aussi à des sensations gustatives qui seraient extrêmement désagréable (traduites par une nette tendance au rejet) chez les autres primates. Cette adaptation à une alimentation très particulière se marque donc, chez les Loris, par une baisse globale de l'acuité gustative.

Les adaptations des mécanismes de perception en fonction de la composition des plantes et des animaux consommables dans les milieux habités par différents primates portent, en fait, sur un très grand nombre de substances. Nous examinerons les effets des plus abondantes, celles qui ont déterminé et déterminent encore, chez l'Homme, la palatabilité d'un aliment.

LES SUBSTANCES TOXIQUES OU " MÉDICAMENTEUSES " **DANS L'ENVIRONNEMENT DES PRIMATES**

Dans les divers écosystèmes, ces " vastes magasins " où les primates font l'acquisition de leur nourriture, on trouve non seulement les contrefaçons dont nous parlions plus haut sous le nom de " faux sucres ", qui trompent les primates sur la qualité, mais également de très nombreux produits inutilisables parce que contenant des substances toxiques et avec un goût généralement repoussant. Parmi ces substances qui semblent aussi diversifiées que les produits agréables à consommer, les plus abondantes sont les tannins dont le goût peut être fortement astringent (par exemple dans un fruit de kaki avant maturation) ainsi que les alcaloïdes avec généralement des goûts amers (comme la quinine ou la caféine), qui peuvent rendre totalement immangeables certaines parties d'un végétal. La sensation gustative désagréable correspondante — avec, chez la plupart des primates, une réaction de rejet qui débute par le réflexe gusto-facial — apparaît comme une adaptation permettant d'éviter ces produits plus ou moins toxiques.

Mais l'abondance, la palatabilité et la toxicité de ces produits varient considérablement d'un environnement à un autre ; une variabilité que l'on retrouve sur tous les continents et qui a nécessairement existé dans les milieux où vivaient les premiers hominidés. Par ailleurs, la toxicité d'un produit dépend des doses ingérées et des possibilités de détoxification par les mécanismes physiologiques propres à l'espèce consommatrice. Non seulement un primate peut supporter la faible toxicité de la plupart des tannins mais la diversification du régime alimentaire évite de cumuler de trop fortes doses d'une substance, et, dans certains cas, de profiter de ses effets bénéfiques. Car les effets toxiques ou bénéfiques des substances ingérées dépendent beaucoup de la composition de l'ensemble du menu quotidien. Les plantes ou leurs extraits que l'homme occidental de ce début de XXI^{ème} siècle qualifie de " médicaments " en fonction d'usages ou d'effets connus, et qu'il différencie nettement des autres " aliments ", ont toujours fait partie de cet ensemble. Pour les autres primates et les premiers hominidés, il n'y a aucune solution de continuité entre ces catégories (Hladik, 1998) et nous devons étudier l'origine de leurs usages en évitant de nous laisser entraîner vers un anthropocentrisme réducteur.

On explique l'abondance actuelle des produits toxiques dans les végétaux, par une élimination, au cours de l'évolution, des plantes les moins résistantes, en particulier dans les milieux peu diversifiés où les végétaux, en agrégats homogènes, constituent des “ cibles ” faciles d'accès pour les chenilles et les autres invertébrés ravageurs qui en consomment le feuillage (Hladik & Hladik, 1977). Les substances toxiques et le maintien de gènes codant pour la synthèse de ces substances permettent de limiter la consommation d'un végétal aux seuls insectes spécialistes. Car les insectes ravageurs ont évolué en parallèle en acquérant la possibilité de neutraliser les toxines des plantes ; mais ils ne peuvent généralement détoxifier physiologiquement que quelques substances alors que chaque végétal contient des formes biochimiques différentes. Nous observons ainsi, dans les milieux actuels, les résultats d'une longue “ guerre ” entre populations végétales et insectes consommateurs, qui, au cours de l'évolution, a favorisé des formes biochimiques de toxines de plus en plus sophistiquées. Les primates, arrivés tardivement sur ce “ champ de bataille ”, bien qu'ils en soient parties prenantes et que leurs actions sélectives aient pu jouer en faveur des fruits des angiospermes riches en sucres, doivent s'intégrer à ce monde de plantes toxiques.

Les tannins sont des polyphénols très abondants mais peu toxiques, qui ne sont efficaces qu'à forte dose (en se liant aux protéines, ils en diminuent la digestibilité), tandis que beaucoup d'alcaloïdes sont des molécules complexes qui peuvent avoir une grande toxicité, même à des doses très faibles. En fonction de ces options, Lebreton (1982) a défini deux “ tactiques ” des espèces végétales qui peuvent être sélectionnées, soit vers un gros investissement en énergie pour métaboliser des tannins en grande quantité, soit vers des formes capables de synthétiser des alcaloïdes complexes et performants à petite dose. Ces tactiques phytochimiques divergentes sont plus ou moins fréquentes selon le climat, le sol et les autres caractéristiques physiques et biologiques de l'écosystème (Lebreton *et al.*, 1997).

Les observations récemment effectuées dans divers habitats de Madagascar (Simmen *et al.*, 1999) illustrent cette variabilité des produits toxiques dans les plantes, ainsi que les possibilités d'adaptation des primates à ces substances. Nous avons trouvé, dans la forêt humide, très diversifiée, de l'est de Madagascar, beaucoup de tannins (76 % des espèces végétales en contiennent des quantités importantes) et relativement peu d'alcaloïdes (moins de 38 % des végétaux sont susceptibles d'en renfermer). En revanche, dans les forêts sèches du sud dont la diversité spécifique est bien inférieure, ce sont les alcaloïdes qui, statistiquement sont les plus fréquents (plus de 60 % des végétaux du bush réagissent aux tests de détection, alors que les tannins ne sont présents en abondance que dans 36 % de ces plantes). On peut expliquer ces différences entre les habitats de Madagascar par la dispersion des plantes d'une même espèce lorsque la diversité est grande, ce qui évite une confrontation trop forte des plantes avec les insectes (la pression de sélection est ainsi moins forte) ; et c'est alors la production de tannins (la tactique phytochimique la moins spécialisée) qui constitue la plus grande partie du système de défense des végétaux.

Dans les forêts du sud de Madagascar, le Maki (*Lemur catta*), le Lémur Brun (*Eulemur fulvus*) et le Propitèque (*Propithecus verreauxi*), qui consomment les fruits et les feuillages, se différencient par des choix alimentaires en fonction de leur adaptations physiologiques particulières et de la présence des tannins et des alcaloïdes. Le long tractus digestif du Propitèque lui permet de digérer (après fermentation intestinale) des aliments fibreux généralement négligés par les autres primates, mais également de métaboliser de grandes quantités de tannins et éventuellement certains alcaloïdes. Parmi les plantes qu'ils consomment, 47 % renferment de fortes quantités de tannins : ce sont des plantes abondantes ou délaissées par les autres primates, comme le *Vernonia pectoralis*. En revanche, le Maki évite ces espèces et, avec une plus grande variété d'aliments dans son régime, ne consomme que 17 % d'espèces riches en tannins ; il sélectionne donc les plantes les moins astringentes de son milieu.

Dans son étude comparative d'une douzaine d'espèces de prosimiens des forêts humides de l'est de Madagascar, Ganzhorn (1988) avait également observé une faible sélectivité vis-à-vis des plantes tannifères par les grands prosimiens folivores (notamment l'Indri, *Indri indri*), dont les choix alimentaires se différencient nettement de ceux des prosimiens frugivores sympatriques (par exemple les deux espèces du genre *Lemur*) qui limitent leurs choix aux plantes à faible contenu en tannins.

Pour mesurer les performances gustatives des primates vis-à-vis des tannins, on a recours au test habituel de consommation pour mettre en évidence des différences significatives à partir du seuil de perception ; toutefois on utilise des mélanges de tannins dans une solution sucrée (comparés à la même solution sucrée sans tannin), pour éviter les trop fortes réactions de rejet et pour mettre les animaux dans une situation qui reproduit partiellement le milieu naturel — où les fruits immatures, renfermant des tannins, s'enrichissent en sucres en cours de maturation, à mesure que les concentrations en tannins diminuent. Il y a une différence bien nette de la perception des tannins par le Propithèque, qui accepte une solution de tannin jusqu'à 170 g/l, alors que les autres lémuriniens testés rejettent la solution dès 0,5 g/l : cela correspond aux concentrations que les animaux rencontrent dans les végétaux consommés que nous avons testés. En dehors de ces tests réalisés par Iaconelli et Simmen (1999), la perception des produits astringents reste encore mal connue chez beaucoup de primates, d'autant plus qu'il existe dans la nature de très nombreuses formes de tannins. Toutefois nous savons qu'un chimpanzé peut consommer des fruits renfermant près de 12 g/l (Wrangham & Waterman, 1983) et les résultats obtenus sur différentes populations humaines ont montré des sensibilités gustatives aux tannins qui varient dans les mêmes gammes de concentration.

En ce qui concerne les alcaloïdes et autres produits perçus comme amers par les humains, il existe aussi de grandes différences entre primates. Dans ce cas, contrairement à ce que nous avons observé pour les solutions sucrées, il n'y a aucune relation entre la taille de l'animal et sa sensibilité gustative (Simmen & Hladik, 1998). Cela apparaît comme une conséquence de la toxicité potentielle des alcaloïdes, la dose toxique n'ayant pas de rapport avec la dépense énergétique ou d'autres facteurs liés à la dimension de l'espèce. Pour la comparaison des possibilités de discrimination gustative, c'est un alcaloïde, la quinine, qui sert généralement de produit de référence. Parmi les primates testés par Simmen (1997), les deux extrêmes sont des singes des forêts tropicales d'Amérique : le Ouistiti Mignon, *Cebuella pygmaea* qui ne discrimine la quinine qu'à partir de 800 micromoles (0,6 g/l de chlorhydrate de quinine), tandis qu'un autre ouistiti, *Callithrix argentata*, rejette une solution de quinine à 0,8 micromoles (0,0006 g/l, une concentration mille fois plus petite). Ce contraste surprenant dans les réponses gustatives de deux primates phylogénétiquement proches corrobore tout ce que nous savons par ailleurs des milieux où ils vivent et des toxicités potentielles des espèces végétales. En effet, le Ouistiti Mignon habite les forêts denses humides à forte biodiversité où les plantes sont peu toxiques parce que la pression de sélection ne s'exerce pas en ce sens. Consommateur de gommes et d'exsudats végétaux, ce petit ouistiti perce les écorces avec ses incisives et doit quand même supporter le contact avec les produits amers (la quinine est, précisément, l'un de ces produits qui protège l'écorce du quinquina) ; sa faible sensibilité le lui permet. En revanche, l'autre espèce de ouistiti, *Callithrix argentata*, vit dans un environnement moins diversifié et rendu beaucoup plus dangereux par la pression sélective qui s'est exercée sur les végétaux : la forêt littorale, sur sable pauvre où le faible nombre d'espèces arborescentes adaptées à ces conditions drastiques a entraîné la sélection des tactiques phytochimiques les plus performantes. Sans son extrême sensibilité gustative *Callithrix argentata* n'aurait pas survécu dans cet enfer vert empoisonné.

Les primates qui ont un régime alimentaire très diversifié, comme le Macaque à Toque, *Macaca sinica*, que nous avons observé au Sri Lanka, ont aussi une bonne performance gustative leur permettant d'éviter les substances toxiques ; mais cela ne les empêche pas de consommer des plantes renfermant des alcaloïdes, par exemple les pétioles des feuilles de *Strychnos potatorum*. Le genre *Strychnos* est bien connu pour la grande toxicité de certaines espèces (dont on extrait la strychnine) ; toutefois, dans le cas des produits consommés par le Macaque à Toque, une analyse de contrôle de nos échantillons par le Laboratoire de la Préfecture de Police de Paris, a révélé une toxicité faible ou inexistante (ni strychnine, ni brucine ; Hladik & Hladik, 1972). Notons que, dans la même forêt, les Langurs mangent également les végétaux du genre *Strychnos*, en étant beaucoup moins sélectifs dans le choix des parties consommées, en particulier les fruits immatures dont le goût semble totalement rédhibitoire pour les autres primates. Mais la spécificité de l'appareil digestif de ces dernières espèces frugivores et folivores leur permet de décomposer rapidement, par fermentation, des produits qui seraient toxiques pour les primates ordinaires que sont les macaques ou l'Homme.

Quant au Chimpanzé qui ne rejette une solution de quinine qu'à partir de 150 micromoles (Glaser, 1972),

une concentration quatre fois plus élevée que les seuils médians que nous avons mesurés dans différentes populations humaines (Hladik *et al.*, 1986), il devrait aussi pouvoir identifier les substances toxiques de son environnement. Ce problème se présente dans le cadre des forêts tropicales humides d'Afrique, des formations végétales dont la diversité floristique est extrême. Dans la forêt du Gabon où j'avais étudié l'alimentation du chimpanzé pour la comparer à celle d'une sous-espèce d'Afrique orientale (Hladik, 1977), nous avons cherché les alcaloïdes chez 382 espèces végétales (un échantillon représentatif de la forêt) en utilisant les tests simples, non spécifiques d'un point de vue biochimique, mais qui donnent des indications globales sur la fréquence de ces produits et permettent la comparaison de différents milieux. La " fréquence des alcaloïdes ", ainsi définie, s'élève à 15 % des espèces de la forêt du Gabon (Hladik & Hladik, 1977). Dans cette même forêt, parmi les plantes que consomment les chimpanzés, 14 % réagissent aussi à ces tests de détection des alcaloïdes. Il apparaît donc que la sélection de l'alimentation par le chimpanzé n'est pas ciblée sur l'élimination des plantes susceptibles de contenir des alcaloïdes, ou, plus précisément, que les plantes de la forêt du Gabon, même si elles peuvent renfermer quelques alcaloïdes, ne sont pas plus toxiques que la caféine dans le bol de café que de nombreux humains avalent tous les matins. La perception gustative du chimpanzé, avec une relative tolérance aux produits amers, lui permet d'apprécier ces plantes peu toxiques et même de profiter, éventuellement, de leurs effets bénéfiques.

Ces observations sur la relative innocuité des produits de la forêt tropicale viennent également corroborer les interprétations des pressions de sélection qui se sont exercées dans différents milieux, car parmi les plantes de la forêt du Gabon que nous avons testées, celles des bords de fleuve et des parties les plus ouvertes où la diversité spécifique est moindre, présentent une fréquence et des concentrations d'alcaloïdes sensiblement plus élevées que celles de pleine forêt (17 % contre 12 %). Cette tendance peut être beaucoup plus marquée, comme nous l'avons vu, dans certains milieux d'Amérique tropicale et à Madagascar, lorsque la biodiversité diminue et entraîne le groupement des végétaux en agrégats. Ainsi la perception gustative des primates vis-à-vis des alcaloïdes s'est affinée en dehors des forêts tropicales, en fonction d'une forte pression de sélection.

Dans les forêts denses humides où tous les fruits pulpeux sont comestibles et les feuillages consommables à la seule condition de varier le menu, la discrimination des produits potentiellement toxiques reste néanmoins une nécessité, même si le risque est faible. Les programmes de réhabilitation et la mise en liberté, dans un environnement naturel, de chimpanzés d'élevage pour reconstituer des populations sauvages, peuvent être suivis comme des expériences permettant d'appréhender l'acquisition des connaissances sur les plantes consommables (Grundmann & Didier, 1999). Au Congo par exemple, deux groupes ont été successivement introduits sur un même site. Il s'est formé rapidement, au sein du premier groupe, une sorte de consensus sur ce qui est comestible ou ne l'est pas. Par exemple les feuilles d'un *Cola* sp., après quelques essais, ont été systématiquement utilisées par tous les individus du groupe. Le second groupe de chimpanzés ayant été introduit lorsque le premier groupe vivait déjà loin en forêt, la même expérience s'est renouvelée, avec l'adoption comme aliment des feuilles de *Cola* nécessitant le même temps d'acquisition, alors qu'un individu rejoignant un groupe déjà " éduqué " peut acquérir beaucoup plus vite cette préférence alimentaire.

Cependant, s'il existe ainsi, chez les chimpanzés, une forme de " mémoire du groupe ", avec des acquis collectifs et la transmission de " traditions ", leur interprétation dans le domaine du comportement alimentaire et des utilisations des produits toxiques ou " médicamenteux " ne permet pas d'envisager un schéma mental intentionnel, comme dans le cas des " outils " dont Boesch (2001) a fort bien discuté. Car les comportements d'évitement et de préférence alimentaire des chimpanzés fonctionnent sur les mêmes bases que ceux des rongeurs et de tous les autres mammifères.

En fait, aussi bien pour les anthropoïdes que pour les autres primates, les préférences alimentaires sont déterminées par des mécanismes d'apprentissage et de réponses conditionnées qui sont communs à l'ensemble des mammifères (Hladik et Simmen, 1996). La néophobie est une tendance générale à la prudence face à un nouvel aliment, et à son goût tel qu'il est globalement perçu. Par exemple un rat ne consomme que très progressivement et en faible quantité un aliment nouvellement découvert (ou mis à sa disposition). Si, par la suite, un début d'empoisonnement se traduit par des malaises (ou si, en situation expérimentale, on simule ce

début d'empoisonnement par une injection de chlorure de lithium), le rat ne consommera plus jamais le nouvel aliment. Il se crée ainsi, à la suite d'une seule et unique expérience, une aversion conditionnée (Rozin, 1990). C'est une expérience que nous avons tous en mémoire, à propos du dégoût envers un aliment dont l'ingestion a été suivie de malaises ; et même si nous avons conscience qu'il n'y a pas de relation de cause à effet, un dégoût irréprouvable persistera. Nous sommes là dans le domaine des effets biologiques et non dans celui de la prise de conscience.

Il en est de même pour les préférences, avec un effet bénéfique qui va, de façon plus progressive que dans le cas des aversions, déterminer ce qui a bon goût — ou ce qui est préférentiellement consommé par le chimpanzé ou par le rat, chez lesquels tout semble se passer de façon analogue. Une inversion de la préférence alimentaire est même possible, par exemple lorsqu'un gâteau rendu amer par de la quinine est donné à des rats : il est évité au début, mais s'il contient tous les éléments d'un régime équilibré, il sera choisi préférentiellement à un aliment moins nourrissant et non amer. On connaît d'ailleurs de nombreux aliments amers ou astringents (la bière, par exemple) que les humains apprennent progressivement à apprécier alors qu'au départ l'enfant les rejette. Les contacts sociaux jouent un rôle déterminant dans l'acquisition de ces préférences (chez l'Homme, chez le chimpanzé et peut-être aussi chez le rat) mais ils ne font qu'accentuer un phénomène biologique que nous allons illustrer de quelques exemples, afin d'en préciser la nature.

LA NOTION DE “ MÉDICAMENT ” ET LE COMPORTEMENT ALIMENTAIRE

On a cru voir la marque d'une prise de conscience de l'effet bénéfique de plantes utilisées comme “ médicaments ” lorsque le chimpanzé les utilise. Les observations sont tout à fait rigoureuses mais pas leur interprétation. La première description de ces utilisations de plantes “ médicamenteuses ” a été faite par Huffman et Seifu (1989) qui suivaient les groupes sauvages de chimpanzés en Tanzanie. L'un des chimpanzés qui souffrait de troubles intestinaux ne s'alimentait presque plus et semblait affaibli ; il se décida soudainement à cueillir des rameaux de *Vernonia amygdalina* pour les mâcher et en sucer le jus dont le goût est extrêmement amer. Cette plante qui n'est pas habituellement consommée, a eu un effet curatif bien net car l'animal s'est rapidement rétabli. D'autres exemples de plantes à effets “ médicamenteux ” consommées par des chimpanzés, ont été observés par la suite (Huffman, 1995, Krief *et al.*, 2002; 2003) et ces habitudes alimentaires plus ou moins fréquentes, avec des variations d'un groupe à l'autre, posent le problème d'une éventuelle prise de conscience et de la transmission des informations dans un groupe de primates non humains (Hladik, 1998).

La reconnaissance des aliments fait partie du répertoire comportemental de tous les mammifères, de même que la possibilité de leur repérage dans les limites du territoire. Les animaux sont capables de retrouver un arbre en cours de fructification sur lesquels il se sont alimentés les jours précédents. Cela constitue un ensemble de connaissances communes à un groupe et les possibilités de mémorisation dans ce domaine semblent assez élevées, en particulier chez le chimpanzé. Mais la qualité perçue du goût de l'aliment est le résultat des conditionnements successifs permettant d'attribuer une valeur hédonique (goût perçu comme très agréable ou désagréable) qui relèvent davantage du domaine de la physiologie que de celui de la conscience réfléchie (Hladik & Simmen, 1996).

Ainsi nous avons vu que les chimpanzés de la forêt du Gabon sélectionnent un ensemble de plantes et d'insectes dont les proportions d'acides aminés se complètent pour former un régime équilibré, de la même façon que des rats font très rapidement — en quelques heures ou en quelques jours, selon le type de régime — un choix sans erreur entre un aliment équilibré — quel qu'en soit le goût — et un aliment carencé en sels minéraux ou en vitamines. Dans chacun de ces cas, nul ne songerait à considérer l'aliment choisi comme une forme de traitement médicamenteux d'une carence en acides aminés ou en vitamines. Notons cependant qu'on trouve en pharmacie des formes concentrées de ces éléments, en tant que “ médicaments ” contre une carence protéique ou vitaminique.

Nos observations sur la géophagie (consommation de terre), par des chimpanzés et d'autres primates, nous ont révélé ces mêmes possibilités d'éviter les carences alimentaires. Les chimpanzés consomment régulièrement de petits morceaux de terre de termitière ou d'autres matières argileuses. Il en est de même des Langurs observés au Sri Lanka, et de nombreuses autres espèces de primates dont l'alimentation comprend une forte proportion de feuillages. Les échantillons des terres ingérées par ces primates ne contiennent que des quantités négligeables des minéraux solubles (les seuls qui soient assimilables au cours de la digestion). En particulier, ce n'est pas le goût salé du chlorure de sodium qui inciterait les primates à la consommation de ces petits morceaux de terre. Les analyses ont montré que la teneur en sels minéraux (y compris les sels de sodium) était plus élevée dans les feuilles et les fruits habituellement consommées que dans les morceaux d'argile qui servent de complément à ce régime (Hladik & Guegen, 1974). Aussi avons-nous pensé au rôle que pouvaient jouer ces argiles pour neutraliser les tannins lorsqu'ils sont trop abondants dans les feuillages consommés.

En effet, les tannins, si abondants dans les végétaux consommés par les primates, peuvent carencer le régime alimentaire en se liant aux protéines. On connaît bien cet effet, que les tanneurs ont empiriquement mis à profit pour transformer la peau des animaux en un cuir résistant : le tannage stabilise les protéines en les liant aux tannins des écorces placées au contact des peaux à traiter. Mais on peut imaginer quel résultat les tannins mangés en trop grande quantité pourrait avoir sur l'assimilation des protéines, rendues aussi indigestes que celles du cuir... C'est d'ailleurs en fonction des concentrations de tannins que les végétaux ont été sélectionnés par les insectes ravageurs comme les chenilles qui, en broyant les feuilles mettent les tannins au contact des protéines et ne peuvent plus en assimiler les protéines (Feeny, 1969).

Or les argiles ont aussi la propriété de se lier aux tannins, par un phénomène d'adsorption (fixation des molécules à la surface des particules d'argile). On comprend alors que la petite quantité de terre argileuse que les primates consomment peut constituer un " antidote " des tannins. Cette action contre les tannins qui était encore une hypothèse lorsque nous avons fait les premières analyses des régimes alimentaires des primates consommateurs de feuillages a été confirmée expérimentalement lorsque Johns & Duquette (1991) ont mesuré la capacité des argiles à retenir, non seulement les tannins mais également d'autres produits toxiques végétaux comme les glycoalcaloïdes.

La consommation de terre, qui augmente au cours des périodes où les feuillages sont consommés en grande quantité par certains primates (Harrison & Hladik, 1986), permet d'équilibrer l'alimentation protéique. Le charbon de bois peut remplacer la terre dans le rôle d'adsorbant des tannins, ainsi que l'ont montré Struhsaker *et al.* (1997) chez des Colobes de Zanzibar (*Procolobus kirkii*) qui ne disposent, sur un petit territoire, que des feuillages de badamier (*Terminalia catappa*) et de manguier (*Mangifera indica*). Ces feuillages échappent habituellement aux consommateurs grâce à leurs fortes teneurs en tannins condensés ; mais les primates ont localement pris l'habitude de croquer des morceaux de charbon de bois sur les troncs calcinés présents dans cette zone (où des cultivateurs pratiquent la culture sur brûlis). Et le pouvoir d'adsorption de ces charbon de bois a été comparé, bien qu'il ne soit pas aussi performant, à celui du charbon activé, vendu en pharmacie. De la même façon l'action des terres argileuses riches en kaolinite et en smectite consommées par les chimpanzés a été comparée par Mahaney *et al.* (1997) à celles des préparations à base minérale vendues en pharmacie pour lutter contre la diarrhée. Les primates non humains seraient-ils aussi des pharmaciens ?

Ne nous laissons pas piéger par un vocabulaire et des concepts qui s'appliquent aux normes socioculturelles de nos civilisations occidentales. Pour les rats, les Colobes, les Chimpanzés et très certainement aussi pour les premiers Hominidés, le choix des ingestats porte sur la palatabilité (le plaisir de la gustation) en fonction des mécanismes de conditionnement globaux vis-à-vis de l'ensemble d'un régime et de ses composants incluant des insectes, des fruits, des feuillages plus ou moins amers ou astringent, ainsi que les morceaux de terre ou de charbon de bois dont le rôle est aussi important à l'équilibre physiologique que celui de tous les nutriments.

LE BON (OU LE MAUVAIS) GOÛT DES ACIDES ET DES SELS

Le choix d'aliments à goût plus ou moins acide peut aussi être considéré sous l'angle des mécanismes biologiques qui évitent un déséquilibre alimentaire. La très forte acidité de la pulpe des citrons et autres fruits du genre *Citrus* déclenche un réflexe de rejet (le réflexe gusto-facial), souvent lié à la douleur que l'extrême acidité (de même que le " piquant " du piment) provoque sur les afférences du nerf trijumeau qui innervent la langue en parallèle avec les récepteurs réagissant plus spécifiquement aux sucres et autres substances sapides.

En ce qui concerne les choix des aliments en fonction de leur acidité plus ou moins grande, les observations de Ungar (1995) sur les Orang-Outangs, les Gibbons, les Macaques et les Langurs de Sumatra ont mis en évidence une signification biologique encore plus précise. Dans les forêts où ces primates vivent en sympatrie, le Gibbon (*Hylobates lar*) peut consommer des fruits très acides (dont le pH peut descendre jusqu'à 1,5), alors que le Macaque (*Macaca fascicularis*) et l'Orang (*Pongo pygmaeus*) choisissent préférentiellement des fruits peu acides (pH entre 4 et 5). En revanche le Langur (*Presbytis thomasoni*) — dont l'efficacité de la digestion dépend des microorganismes symbiotiques du tractus digestif — ne consomme jamais de fruits acides. Il recherche les fruits doux dont le pH est supérieur à 5 (rappelons que la neutralité se situe à pH 7) ; car toute baisse du pH dans son tractus digestif détruirait les microorganismes indispensables à sa digestion.

En revanche, la vitamine C (acide ascorbique) qui ne fait jamais défaut dans les régimes alimentaires naturels, peut, par sa légère acidité, contribuer au caractère plaisant du goût de certains fruits comme l'acerola (*Malpighia punicifolia*) et l'on retrouve dans les actuelles boissons gazeuses sucrées, acidifiées par l'anhydride carbonique, l'attrait pour ce goût caractéristique des fruits en cours de maturation qui ont conservé une certaine acidité. Ainsi les aspects plus ou moins nocifs et très certainement les goûts plus ou moins agréables ou répulsifs des acides organiques présents dans la plupart des aliments dépendent à la fois de leur concentration et des adaptations morphologiques et physiologiques au régime alimentaire de chaque espèce.

Il en est de même des sels minéraux qui, en fonction du contexte environnemental, peuvent être indispensables à trouver pour atteindre l'équilibre du régime ou, au contraire, avoir un effet nocif à éviter. Le sel ordinaire (chlorure de sodium, ClNa) en est un bon exemple. Notons d'abord que le sel est devenu un ingrédient indispensable de l'alimentation humaine, au moins depuis que les écrits ont permis d'enregistrer les vertus et les valeurs symboliques qui lui sont attribuées. Son usage dans les techniques culinaires a permis une transformation radicale des goûts perçus ; nous y reviendrons. Cependant, chez tous les primates non humains observés dans leur milieu naturel, les apports en sodium du régime alimentaire ne posent pas problème car l'ensemble des plantes consommées permet toujours de couvrir les besoins. Nous avons vu que la géophagie — que certains auteurs avaient d'abord interprétée comme une recherche du goût salé du chlorure de sodium dans la terre ingérée —, correspond, en fait, à la nécessité d'éliminer une partie des tannins par adsorption sur des particules d'argile. Toutes les terres consommées par des primates dont nous avons analysé la composition renferment moins de sels de sodium assimilables que les plantes qui sont consommées au cours des mêmes périodes. Les teneurs en sels de sodium des aliments habituels des primates sont cependant assez faibles et nous avons noté, par exemple, que la consommation des pétioles des feuilles du parasolier (*Musanga cecropioides*) que croquent les chimpanzés avec un plaisir apparent — de même que des singes-araignée (*Ateles geoffroyi*) en Amérique Centrale consomment le pétiole équivalent du *Cecropia peltata* — correspond à un apport de sodium très supérieur à celui des autres végétaux consommés. Toutefois la possibilité de discrimination du goût que nous nommons " salé " ne semble pas possible aux concentrations mesurées, situées au-dessous du seuil de reconnaissance de la plupart des primates (Hladik & Simmen, 1996). Alors, dans ces cas — et comme précédemment —, nous devons interpréter les réponses gustatives et les choix alimentaires par un déterminisme physiologique, avec un conditionnement au " mieux être " que procure, après quelques heures, l'ingestion des aliments contenant les minéraux indispensables au métabolisme. Ce mécanisme de conditionnement aboutit à l'association d'un goût global (pas nécessairement salé) avec une sensation plaisante.

Chez l'Homme actuel, la perception du goût salé peut varier d'une population à l'autre à la fois dans son intensité et sa connotation plaisante ou déplaisante. La population Inuit (de la côte orientale du Groenland) peut discriminer le goût salé d'une solution trente fois plus diluée que la plus basse concentration que peuvent discriminer les Pygmées des forêts tropicales de l'Afrique. Ces résultats proviennent d'un ensemble de tests de discrimination gustative effectués " en simple aveugle ", une procédure au cours de laquelle les solutions très diluées des différents produits (sucres, acides, produits amers, tannins, etc.) sont présentées dans un ordre aléatoire. Lorsque nous trouvons des différences significatives entre les seuils médians des populations où suffisamment de personnes ont accepté cette procédure, cela signifie que les cellules sensorielles de la langue peuvent être sensiblement différentes. En effet, certaines catégories de ces cellules (groupées dans les bourgeons du goût, à la surface de la langue) réagissent davantage au sel. Il ne s'agit en aucun cas de " cellules du goût salé " car la plupart de ces cellules sensorielles réagissent la fois au ClNa et à d'autres substances (sucres, acides, etc...) mais plus ou moins intensément (Hladik *et al.*, 2003). Les travaux d'Annick Faurion (1988) avaient d'ailleurs montré toute la relativité des soi-disant " goûts de base ", salé, sucré, acide amer par rapport à la grande diversité de nos récepteurs sensoriels.

Chez les primates non humains, les pressions de sélection ont pu porter sur la fréquence des cellules sensorielles qui réagissent davantage à certains composants, les sucres en particulier ; mais certainement pas sur la perception du chlorure de sodium. Sinon, nous pourrions nous demander pourquoi nous percevons bien le goût du sel de cuisine — que l'homme a tant aimé lorsqu'il a découvert cette possibilité d'élargir sa gamme des goûts — alors qu'aucun autre primate ne le perçoit dans son alimentation de tous les jours : où et quand se situerait la pression de sélection qui aurait favorisé chez les primates la discrimination du chlorure de sodium ? C'est pourtant là une idée bien répandue dans les traités de physiologie dont les auteurs voient cette " adaptation " comme indispensable pour couvrir les besoins de l'organisme en sels de sodium... Mais alors, pourquoi ne percevrions-nous pas également les sels d'iode ou de zinc, tout aussi indispensables et qui font défaut dans certains aliments ?

Les cas des populations humaines actuelles, avec leurs différences de perception du ClNa, n'en sont que plus intéressants à examiner. Les résultats des tests en aveugle dont j'ai présenté le principe permettent une interprétation dans un cadre néo-Darwinien (Hladik *et al.*, 1986). Dans les forêts tropicales où vivent les Pygmées, la diversité des végétaux consommés permet de trouver tous les sels minéraux indispensables. Aucune pression de sélection ne semble s'exercer pour une meilleure perception du chlorure de sodium. En revanche sur les côtes glacées du Groenland, les Inuit, qui ont succédé aux Paléoeskimos au cours des derniers millénaires, ont à trouver l'indispensable eau douce en sélectionnant les iceblocs (petits icebergs) qui se trouvent pris dans la banquise près des lieux de campement. La pollution de cette glace d'eau douce par le sel de l'eau de mer est redoutable. En effet le régime hyper-protéinique de ces chasseurs de phoque entraîne la nécessité de boire de grandes quantités ; et le chlorure de sodium ingéré, même dans une eau légèrement salée, aurait des conséquences néfastes à long terme. Nous avons montré qu'il s'agit bien d'un facteur de sélection pouvant agir sur le génome d'une population en quelques générations (Simmen & Hladik, 1993) car le risque des maladies cardio-vasculaires et le décès prématuré d'un chasseur avait, jusqu'à une époque récente, des conséquences catastrophiques sur ses enfants pour lesquels l'apprentissage des techniques de chasse nécessite des longues années de pratique avant qu'ils ne deviennent autonomes.

Ainsi l'étonnante possibilité des Inuit de discriminer des solutions très diluées de sel correspond à une adaptation évitant un excès d'absorption de chlorure de sodium. Son goût est perçu comme désagréable, avec une tradition culturelle qui vient appuyer cette méfiance vis-à-vis de tout ce qui est salé (Robbe & Hladik, 1994), alors que le " goût salé " est apprécié partout ailleurs dans le monde. C'est là toute l'ambiguïté des réactions vis-à-vis de nombreuses substances qui, selon le contexte, peuvent avoir des effets nuisibles ou bénéfiques dont on n'a pas nécessairement conscience, mais qui, intégrées au goût complexe d'un aliment, seront perçues selon le cas, comme un goût abominable ou une saveur extrêmement plaisante.

LES FORCES DE L'ÉVOLUTION, LA PHYSIOLOGIE DIGESTIVE ET LE BILAN ÉNERGÉTIQUE DES ANTHROPOÏDES

Avant d'en venir aux controverses récentes sur l'évolution des hominidés, je voudrais présenter une observation qui n'a jamais fait l'objet d'une publication dans un journal scientifique. Tous les chercheurs ont ainsi en réserve quelques résultats déjà anciens qui ne semblaient pas apporter suffisamment de nouveauté ou qui ne correspondaient pas aux préoccupations de l'époque pour figurer dans un livre ou un journal scientifique. C'est précisément l'absence de nouveauté qui constitue dans ce cas l'argument intéressant à propos du contexte biologique des choix alimentaires des primates.

Cette observation porte sur les enzymes digestifs qui ont pour fonction de catalyser le découpage des molécules des aliments pour permettre leur assimilation. C'est le cas des amylases qui changent les polymères des sucres en petites molécules ; et parmi les amylases, la ptyaline de la salive est la mieux connue. Nous détectons son action, lorsque nous mâchons longuement une bouchée de pain et que nous sentons le goût légèrement sucré des produits dérivant de l'amidon cuit.

On peut observer la présence de cette amylase dans la salive d'un primate en lui faisant mâcher une mèche de tissu (j'ai utilisé des mèches neuves pour lampe à pétrole). Ce tissu imprégné de salive est conservé un quart d'heure à 37°C après l'avoir enduit d'un empois d'amidon ; puis on dépose quelques gouttes d'un mélange d'iode et d'iodure de potassium. Si l'amidon a été décomposé par la ptyaline de la salive, aucune coloration n'apparaît, alors que l'amidon se colore en bleu très marqué sur une mèche-témoin.

J'espérai, par cette expérimentation facile, mettre en évidence des différences entre les primates en fonction de leur alimentation plus ou moins frugivore. Il n'en fut rien : comme j'ai pu le constater à la station de recherche du Smithsonian Institute de Panama où j'avais accès à des primates d'Amérique du Sud, toutes ces espèces, quel que soit leur régime alimentaire, possèdent bien la ptyaline. Il en est de même des singes d'Afrique que j'ai testés au Gabon. En revanche, les prosimiens d'Afrique ne possèdent pas cette amylase, quel que soit leur régime alimentaire. Il semble donc que la physiologie digestive soit un système assez conservateur et il est évident que la ptyaline n'est que fortuitement adaptée à la digestion du pain. Il s'agit d'un fonds commun à tous les primates qui sont apparus après les prosimiens et sa présence a été favorable à la diffusion des graminées cueillies puis cultivées par l'homme.

Cette rémanence phylogénétique se retrouve dans la morphologie de l'appareil digestif. Pourtant on a voulu voir dans le développement du cerveau des hominidés – un organe qui consomme beaucoup d'énergie – une des conséquences de l'adaptation à une alimentation riche et concentrée, entraînant, au cours de l'évolution, une réduction de la masse intestinale. Cela n'est jamais aussi simple dans les processus de transformation des espèces ; et l'excédent de poids de notre encéphale ne semble pas réellement avoir remplacé celui des organes de la digestion qui, chez les autres primates, auraient occupé davantage de place et exigé une plus grande quantité d'énergie, uniquement pour leur fonctionnement organique.

Figure 7. Les relations allométriques entre les surfaces absorbantes du tractus digestif et la taille des espèces (Hladik et al., 1999) mettent en évidence trois groupes d'espèces caractérisées par la prédominance des insectes, des fruits ou des feuillages dans leur régime alimentaire (les droites de régression concernent 117 primates de 50 espèces, parmi 180 mammifères). Les mêmes mesures du tractus digestif, réalisées sur des cadavres humains (échantillons P81) sont reportées sur cette figure. La taille de l'espèce est exprimée par L^3 (L = longueur nez-anus pour les animaux ; taille assis pour les humains).

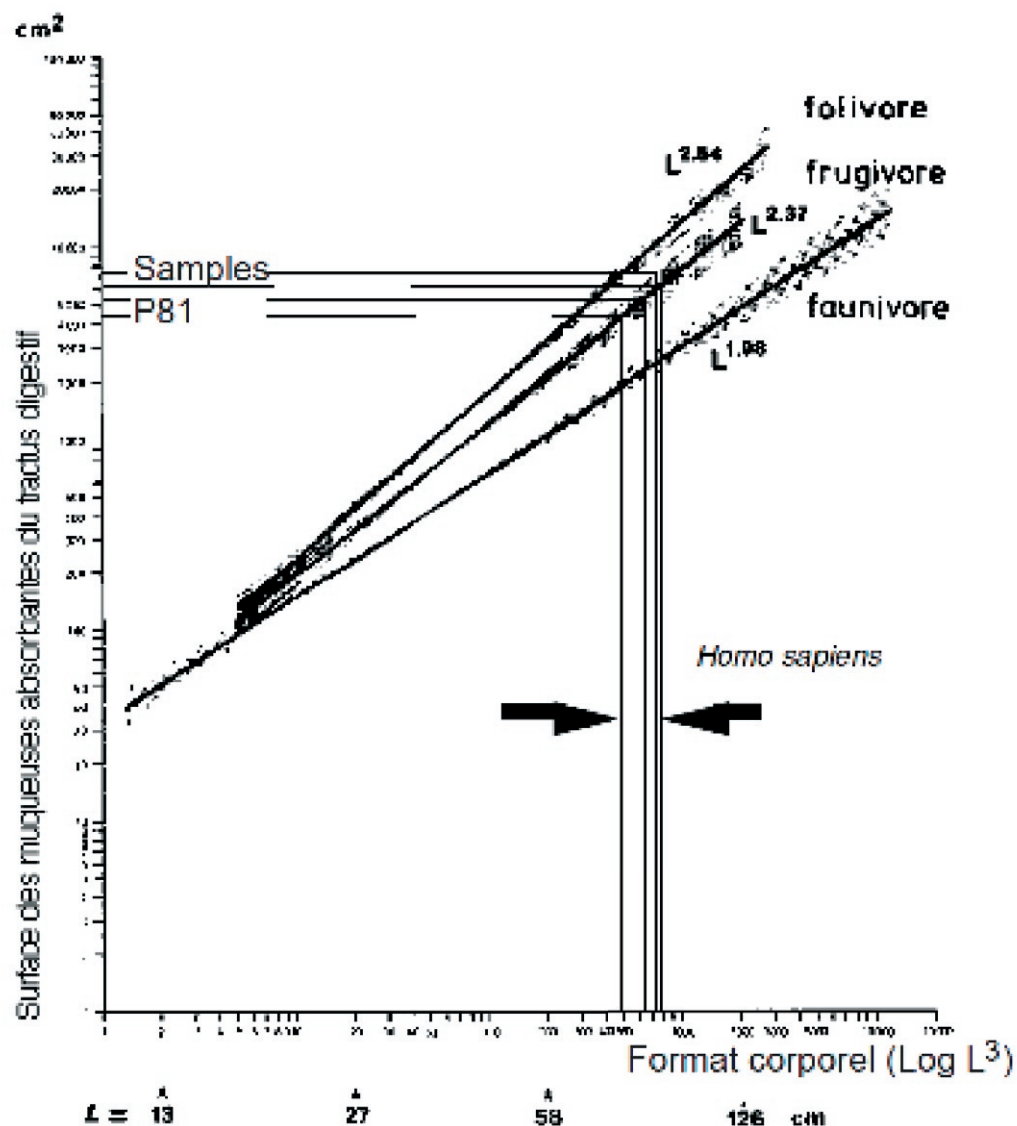


Figure 7. Allometric relationship (after Hladik et al., 1999) between the area of the absorptive mucosa of the digestive tract and functional body size in three distinct group of species, according to major dietary patterns (in a total of 117 primates of 50 species, among 180 mammals). Similar measurements of 4 post-mortem human specimens (samples P81) are reported on the figure. Functional body size ($10^{-3}L^3$) is plotted along a logarithmic scale (L = nose to anus for animals; sitting height for humans).

En fait, nous avons trouvé (Hladik *et al.*, 1999) une correspondance, illustrée sur la Figure 7, entre le types de régime alimentaire et la morphologie du tractus digestif qui répond d'abord à un principe d'allométrie, les formes et les volumes des différentes parties du tube digestif étant en relation avec la taille de l'animal mais avec une relation à la taille très différente, selon qu'il s'agit d'espèces folivores, frugivores ou faunivores (carnivores ou insectivores). De ce point de vue, la morphologie du tractus digestif des primates varie de façon très analogue à celle des autres mammifères lorsque le régime alimentaire est comparable (Chivers & Hladik, 1980). Sur la Figure 7, nous montrons les résultats concernant plusieurs sujets humains dont nous avons mesuré les surfaces des muqueuses sur des cadavres, à l'Université de Cambridge, selon le même protocole que pour le tractus digestif des autres primates — mesures réalisées au cours de nombreux séjours en Afrique où les singes sont consommés comme gibier, ce qui permet à un zoologiste de récupérer des éléments utiles à ses recherches. On remarquera que les caractéristiques du tractus digestif de l'Homme se situent sur la droite de régression correspondant à un ensemble de primates à régime frugivore (régime complété, bien entendu par d'autres éléments végétaux et des petites proies animales).

Ce sont nos mesures de ces nombreux échantillons de l'appareil digestif des primates (à l'exception de celles concernant le genre *Homo*) qui avaient été utilisées comme des bases de données par Aiello et Wheeler (1995) pour tenter de démontrer la théorie selon laquelle une diminution des dimensions du tractus digestif (résultant d'un régime plus riche) aurait permis de libérer une partie de l'énergie que la masse intestinale consomme pour son entretien ; et cette énergie disponible aurait permis au cerveau (autre grand consommateur d'énergie) de se développer chez le genre *Homo*. Cette idée séduisante a été reprise par de nombreux anthropologues mais il s'agit d'un raisonnement dont devons relever la forme circulaire (Hladik & Pasquet, 1999). Les comparaisons portent en effet sur un ensemble de primates (dont des anthropoïdes) incluant des formes en partie folivores ; et les divergences trouvées par rapport à certaines données concernant l'Homme, traduisent essentiellement les adaptations à ces différents régimes. Néanmoins la discussion centrée sur la possibilité d'obtenir un maximum d'énergie à partir de l'alimentation reste tout à fait d'actualité, même si nos observations montrent que la morphologie du tractus digestif humain a conservé les caractéristiques, variables selon les régimes, mais communes à des ensembles de mammifères.

Le débat a changé de nature depuis que Wrangham *et al.* (1999) ont proposé une idée qui semble à la fois simple et d'une grande évidence : ce serait l'utilisation du feu qui aurait permis de libérer de l'énergie, non seulement en rendant la chair animale plus digeste, mais surtout en multipliant par un facteur proche de deux la possibilité d'assimiler l'amidon après cuisson. Car nous savons qu'en Afrique, parmi les plantes sauvages des régions forestières et de certaines zones à végétation plus ouverte, les tubercules riches en amidon (notamment les ignames, *Dioscorea* spp.) constituent les ressources alimentaires les plus importantes (A. Hladik & Dounias, 1993). Multiplier par deux l'énergie que l'on peut en obtenir a certainement été le hiatus que la maîtrise du feu a permis de franchir. Reste à savoir quand et quel primate a bénéficié le premier de cet apport calorique. Pour De Lumley (1998), il ne fait aucun doute que l'usage régulier du feu est le fait de l'*Homo erectus* et ne remonte pas à plus de 500.000 ans. Pour des auteurs comme Wrangham *et al.*, l'usage du feu pourrait remonter aux derniers Australopithèques et à *Homo habilis*, vers 1,8 millions d'années et ce serait cette technique qui aurait enrichi suffisamment l'alimentation pour permettre le développement du gros cerveau, gros consommateur d'énergie, qui caractérise le genre *Homo* et plus particulièrement l'espèce *Homo sapiens*. Le débat ne semble pas clos (Coppens & Picq, 2001) mais il est remarquable qu'encore actuellement, les traces laissées par les populations forestières confirment l'hypothèse que les formes à gros cerveau auraient été favorisées par l'usage du feu. Les tubercules sauvages et la viande de chasse sont encore actuellement cuites par les Pygmées dans des emballages de feuilles posés sur des braises. Quelques semaines après que le campement Pygmée ait été déplacé, il ne reste aucune trace de cette consommation, en dehors de quelques charbons de bois. Il en serait de même si cette manière de cuire les aliments avait été pratiquée pendant plus d'un million d'années dans les immenses régions d'Afrique dont le sol acide ne conserve pas les ossements mais où des hominidés auraient fort bien pu utiliser des ignames dont la densité énergétique est augmentée par la cuisson.

PLAISIR INDIVIDUEL ET COLLECTIF, LIENS SOCIAUX ET TECHNIQUES CULINAIRES

Le plaisir apparaît donc comme un support essentiel du comportement alimentaire individuel ; mais peut-on aussi considérer la dimension hédonique dans ses conséquences sur la convivialité qui, chez l'Homme actuel accompagne les repas, qu'ils soient exceptionnels et festifs, concernant un large groupe, ou quotidiens et limités au noyau familial le plus intime ? Les structures des repas et des traditions qui leurs sont associées sont des éléments essentiels du comportement alimentaire, dont l'anthropologie de l'alimentation a analysé toutes les nuances (De Garine, 1990), montrant souvent l'arbitraire de ce qui peut être considéré comme aliments dans certaines cultures (grenouilles, chenilles, etc.). Mais je voudrais partir de la proposition inverse, en montrant l'association entre les réactions organiques et les liens entre les individus des groupes. Que les bases biologiques de notre comportement alimentaire conservent une grande importance ne changent en rien les valeurs culturelles et patrimoniales que nous associons actuellement à notre alimentation.

Car les changements les plus étonnants dans les comportements alimentaires se manifestent dans les groupes humains, en fonction des relations complexes entre les individus. Chiva (1985) a décrit, par exemple, des enfants d'âge scolaire pour lesquels une préférence (ou un dégoût) vis-à-vis d'un aliment peut être totalement inversée en fonction du contexte social : si un aîné (ou un enfant reconnu comme un modèle dominant parmi ses pairs) refuse de consommer les choux-fleurs proposés dans une cantine scolaire, il est rapidement suivi par les autres enfants. Mais ce dégoût induit par des relations sociales n'est généralement pas feint. Très rapidement c'est le goût même du plat de choux-fleurs qui est perçu comme détestable — ou bien, en cas de préférence, la perception gustative devient plaisante par elle-même. Ce phénomène n'est qu'en apparence contradiction avec tout ce que nous avons observé sur le comportement alimentaire (Hladik & Simmen, 1996). La préférence pour un aliment découle du mieux-être qui en suit l'ingestion, aussi bien pour des fruits sucrés que pour la terre que les singes consomment avec les feuillages riches en tannins. Au contraire, les aversions sont conditionnées par le moindre malaise qui fait suite à la consommation d'un aliment nouveau. Et qu'en est-il, précisément, dans un groupe d'enfants ou d'adultes, lorsque l'un d'eux ne se sent pas intégré au groupe en exprimant les mêmes préférences ou les mêmes aversions ? La sensation opprimante qu'il peut alors percevoir est de même nature que les malaises qui découlent de l'action physiologique d'un composant toxique. Il s'agit bien, dans les deux cas, d'un conditionnement qui se déroule en dehors du champ des connaissances structurées que nous pouvons avoir de notre environnement biologique, social et culturel.

Inversement, goûts et contextes socioculturels peuvent être intimement liés en dehors de toute logique du vivant. Il est remarquable que la perception des sucres, alors qu'elle ne tend pas vers une grande acuité dans les forêts tropicales, se trouve liée, chez les Pygmées aux systèmes de représentation les plus prégnants. Nous avons expliqué l'acuité gustative relativement faible des Pygmées — qui discriminent le goût d'une solution de saccharose à partir de 30 mM alors que les populations soudadiennes perçoivent bien des solutions à 10 mM — par le fait que les sucres abondent dans ces milieux à grande biodiversité et que leur concentration dans les pulpes des fruits dépassent très largement ces seuils de perception (Hladik, 1996). Il n'y a donc pas de pression de sélection comme dans le cas des milieux ouverts. Et pourtant aux produits sucrés — aux fruits et surtout au miel — sont associées les plus hautes valeurs symboliques des sociétés Pygmées. Car pour la récolte du miel, après repérage d'une ruche d'abeilles sauvages dans un tronc creux, un homme n'hésite pas à prendre des risques en escaladant un tronc lisse au milieu des abeilles rendues furieuses par cette intrusion. Les rayons de cire débordants de miel sont descendus et consommés rapidement. Il constituent des dons de grande valeur auprès des autres Pygmées ; et ce sont même des cadeaux que l'on fait traditionnellement aux parents de son épouse. Il y a là un grand contraste entre la valorisation extrême d'un produit sucré et la faible acuité gustative pour les sucres (Hladik & Bahuchet, 1994). Mais ces perceptions se situent nettement au-dessus des seuils et leur nature hédonique reste un fonds biologique commun qui a précédé l'émergence du genre *Homo*.

Parmi les autres caractéristiques des perceptions gustatives du fonds commun à tous les primates, l'amertume de certains composés ne correspond pas nécessairement à une évolution univoque vers l'évitement

des produits toxiques, les facteurs biologiques et culturels pouvant très largement interférer entre eux. L'un des produits dont la perception a été souvent observée par les anthropologues, le PTC (phénylthiocarbamide), est un produit de synthèse dont la découverte fortuite a permis d'étudier la génétique du goût chez l'Homme et quelques autres primates. Les répartition actuelle des gènes "goûteurs" et "non goûteurs" au PTC montre une remarquable tolérance de l'amertume chez les populations des tropiques, au niveau des forêts denses (Hladik et Pasquet, 1999). Il y a une corrélation avec la sensibilité à la quinine mais ce phénomène ne semble pas analogue aux adaptations à différents milieux des espèces de primates que nous avons décrites. Dans les populations humaines actuelles, on observe le résultat d'une micro-évolution qui se déroule sur une échelle de temps bien différente de celle de l'évolution des espèces. Ces populations utilisent les tubercules du manioc (*Manihot utilisima*) comme principal aliment — en Afrique le manioc d'origine américaine a souvent remplacé les ignames (*Dioscorea* spp.). La toxicité du manioc amer n'est que partiellement éliminée par une fermentation des tubercules et le goût amer du produit est préféré à celui des tubercules doux. En fait, Jackson (1996) a montré que cette préférence marquée pour le manioc amer correspond aussi à la fréquence d'un gène de résistance à la malaria et la combinaison de ces comportements et d'une grande tolérance — et même d'une préférence — à l'amertume de certains produits et une forme d'adaptation à l'environnement tropical.

De la même façon, nous avons trouvé des différences de perception du goût astringent de certains tannins condensés, notamment des tannins de chêne, qui pourraient être la rémanence des adaptations des populations d'*Homo sapiens* qui ont vécu en Europe au cours des centaines de milliers d'années où les glands des chênes ont pu constituer la base alimentaire indispensable, sous forme d'amidon cuit, complément calorique indispensable aux protéines animales.

Johns (1999) situe les innovations techniques qui ont permis d'améliorer le rendement des produits alimentaires, mais également l'émergence d'un concept de médicaments au cours de ces périodes relativement récentes. Car l'ensemble des mécanismes inconscients qui permettent la régulation du comportement alimentaire des primates — avec les effets dit "médicamenteux" totalement indiscernables des autres effets bénéfiques des produits ingérés — doit d'abord dépasser le stade des représentations symboliques et de la pensée magique avant d'arriver à la perception consciente que seul *Homo sapiens* a exprimé dans des écrits qui datent rarement de plus de 5000 ans.

Il est cependant vraisemblable que les modes de cuisson complexes remontent beaucoup plus loin dans le passé du genre *Homo*, la simple combinaison de deux aliments étant déjà, nous l'avons vu, le fait des chimpanzés. Une grande innovation que l'on ne peut évidemment pas dater au-delà des écrits historiques est l'introduction du sel de mer, que tout être du genre *Homo* vivant près d'une côte maritime aurait pu ramasser dans les cuvettes rocheuses où il s'accumule. Non seulement le sel améliore le goût de nombreux aliments — à tel point que son usage est actuellement quasi général, même chez les Inuit qui en évitent les trop fortes concentrations — mais les études récentes ont également montré qu'il permet de masquer des goûts désagréables. Il améliore ainsi considérablement les qualités organoleptiques, c'est à dire tout le plaisir que l'on éprouve en consommant les mélanges cuisinés.

La cuisson des viandes à feu plus ou moins vif a fait découvrir la réaction que le chimiste Maillard a — beaucoup plus tard — identifiée comme la combinaison des sucres caramélisés avec des graisses et des acides aminés. Avec l'ajout d'une pincée de sel, le goût en devient inoubliable. Mais n'oublions pas que, vraisemblablement, c'est l'utilisation des tubercules d'ignames qui, plus que celui des viandes cuites a pu procurer au genre *Homo* les apports caloriques qui lui étaient indispensables. La minceur de l'email dentaire de l'*Homo habilis* pourrait traduire la généralisation de cet usage d'aliments ramollis par la cuisson à travers le continent Africain (Wrangham et al., 1999). La préparation et la consommation de ces mets délicieux implique aussi de festoyer en groupe, ce qui ne peut qu'accentuer le plaisir que chacun éprouve, et favoriser ainsi les activités relationnelles.

ABSTRACT

Theories about hominization, taking into consideration dietary adaptations and brain size increase, are discussed after a review of major data on primate feeding behavior, including a summary of the author's papers. Field work on primate published since the seventies shows a persistence of ancient morphological, physiological and behavioral adaptations in the present food responses. For instance, distribution of insects determines the size of individual territories of prosimians; however the 'primitive' overlap of male and female territories also corresponds to spatial utilization of food resources by males and females in a group of chimpanzees. In any case, insects and other invertebrates, which are still providing an important protein input in the diet of forest people, remain attractive gustatory rewards and a necessary supplement for the frugivorous diets of most primates. The relationship between group size and structure, territorial behavior, and spatial distribution of food resources is exemplified by two species of langurs (*Presbytis entellus* and *P. senex*) separated in food niches although morphologically very closed. The 'langur model' shows how feeding strategies can evolve, with the utilization of common plant species at low energy cost, or that of most scattered food plants providing high energy reward at a higher energy cost. Coevolution of animals and plants allowing such adaptive responses in terms of dietary specialization can be understood in terms of gustatory responses associated with potential toxicity and/or nutrient. The 'gusto-facial reflex' of the newborn primate, associated with sweet or bitter tastes, leads to parental responses in humans, improving the beneficent feedback of sugar intake. However, for all primate species, the allometric relationship between sugar sensitivity and body size is the common rule, and deviations from a global tendency are associated with specialized diets. For bitter or astringent compounds such as alkaloids and tannins, the large variation in taste sensitivity of the primate species results from adaptive responses to environmental composition. Examples are given from studies in Gaboon and from the observations in progress in Madagascar. Such compounds may also have a beneficent action, although the term 'medicine' does not appear as adapted in this context. Salts may also have ambivalent activities, in terms of potential toxicity and/or necessary food supplement. In parallel with the sensory adaptive responses to various environments, primate digestive morphology is the most obvious adaptation. The allometric relationship between digestive tract and body size has shown clear-cut categories corresponding to major dietary patterns of primates. This relationship locates humans among the frugivorous species (with diets including also seeds, some leaves and eventually some insects and meat as supplements). The issue about the increase of brain size in the genus *Homo* is discussed in this context, implying a high energy density of the diet. The likely early use of the fire (as early as 1.7 million years) that has been proposed by Wrangham *et al.*, and the utilization of cooked tubers of wild yams (*Dioscorea* spp.) appears as the most likely hypothesis. Preparation and consumption of elaborated cooked foods would have been a major factor allowing brain size increase in the genus *Homo*, with a feedback facilitation of relationships and skills in the social group.

BIBLIOGRAPHIE

- Aiello, L.C. & Wheeler, P. (1995). The expensive-tissue hypothesis: The brain and the digestive system in human and primate evolution. *Current Anthropology*, 36, 199-221.
- Boesch, C. (2001). L'homme, le singe et l'outil : question de cultures ? In P. Picq & Y. Coppens (Eds.), *Aux origines de l'humanité* (Volume II, pp. 170-199). Paris: Fayard.
- Charles-Dominique, P. (1977). *Ecology and behaviour of nocturnal primates. Prosimians of Equatorial West Africa*. London: Duckworth.
- Charles-Dominique, P. & Martin, R.D. (1972). *Comportement et écologie des prosimiens nocturnes. Études de terrain au Gabon et à Madagascar*. Berlin & Hambourg: Paul Parey.
- Chiva, M. (1985). *Le doux et l'amer*. Paris: Presses Universitaires de France.

- Chivers D.J. & Hladik C.M. (1980). Morphology of the gastrointestinal tract in primates: comparisons with other mammals in relation to diet. *Journal of Morphology*, 166, 337-386.
- Coppens, Y. (1983). *Le Singe, l'Afrique et l'Homme*. Paris: Fayard.
- Coppens, Y. & Picq P, Eds. (2001). *Aux origines de l'humanité*. Paris: Fayard.
- De Garine, I. (1990). Les modes alimentaires; Histoire de l'alimentation et des manières de table. In: *Histoire des Moeurs*, vol I, pp. 1447-1627. *Encyclopédie de la Pléiade*. Paris: Gallimard.
- De Lumley, H. (1998). *L'Homme Premier. Préhistoire, évolution, Culture*. Paris: Editions Odile Jacob.
- Ducros, A., Ducros, J. & Joulain, F., Eds. (1998). *La culture est-elle naturelle ? Histoire, épistémologie et applications récentes du concept de culture*. Paris: Editions Errance.
- Fantino, M., Hosotte, J. & Apfelbaum, M. (1986). An opioid antagonist, naltrexone, reduces preference for sucrose. *American Journal of Physiology*, 251, R91-R96.
- Feeny, P.P. (1969). Inhibitory effect of oak leaf tannins on the hydrolysis of protein by trypsin. *Phytochemistry*, 8, 2119-2126.
- Galdikas, M.F. & Teleki, G. (1981). Variations in subsistence activities of female and male Pongids: new perspectives on the origin of hominid labor division. *Current Anthropology*, 22, 241-256.
- Glaser, D. (1972). Vergleichende Untersuchungen über den Geschmackssinn des Primaten. *Folia Primatologica*, 17, 267-274.
- Ganzhorn, J.U. (1988). Food partitioning among Malagasy primates. *Oecologia*, 75, 436-450.
- Goodall, J. (1963). Feeding behaviour of wild chimpanzees: a preliminary report. *Symp. Zool. Soc. Lond*, 10, 39-48.
- Grundmann, E. & Didier, S. (1999). Adaptation of orphaned chimpanzees and orangutans to reintroduction in the forest. *6e Kongress der Gesellschaft für Primatologie*, Utrecht, Nederland.
- Harrison, M.J.S. & Hladik, C.M. (1986). Un Primate granivore : le Colobe noir dans la forêt du Gabon; potentialité d'évolution du comportement alimentaire. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 41, 281-298.
- Hellekant, G., Hladik, C.M., Dennys, V., Simmen, B., Roberts, T.W., Glaser, D., DuBois, G. & Walters, D.E. (1993). On the sense of taste in two Malagasy primates (*Microcebus murinus* and *Eulemur mongoz*). *Chemical Senses*, 18, 307-320.
- Hladik A. & Dounias E. 1993. Wild yams of the African forest as potential food resources. In C.M. Hladik, A. Hladik, O.F. Linares, H Pagezy, A. Semple, and M. Hadley (Eds.), *Tropical forests, people and food. Biocultural interactions and applications to Development* (pp. 163-176). Paris: UNESCO.
- Hladik A. & Hladik C. M. (1977). Significations écologiques des teneurs en alcaloïdes des végétaux de la forêt dense. Résultat des tests préliminaires effectués au Gabon. *La Terre et la Vie*, 31, 515-555.
- Hladik, C.M. (1977). Chimpanzees of Gabon and chimpanzees of Gombe: some comparative data on the diet. In Clutton-Brock, T.H. (Ed.) *Primate ecology: studies of feeding and ranging behaviour in lemurs, monkeys and apes* (pp. 481-501). London: Academic Press.
- Hladik, C.M. (1981). Diet and the evolution of feeding strategies among forest primates. In Harding, R.S.O. & Teleki, G. (Eds.), *Omnivorous Primates. Gathering and hunting in Human Evolution* (pp. 215-254). New York: Columbia University Press.
- Hladik, C.M. (1996). Composition biochimique des fruits et perception gustative : interactions et tendances évolutives dans les forêts tropicales. In C.M. Hladik, A. Hladik, H. Pagezy, O.F. Linares, G.J.A. Koppert & A. Froment (Eds.), *L'alimentation en forêt tropicale : interactions bioculturelles et perspectives de développement* (pp.145-164). Paris: UNESCO.
- Hladik, C.M. (1998). Aliments et médicaments : des « traditions » chez les chimpanzés et de leurs interprétations. In A. Ducros, J. Ducros & F. Joulain (Eds.), *La culture est-elle naturelle ? Des changements dans la conception de la culture et de leurs implications en anthropologie* (pp. 151-161). Paris: Editions Errance.
- Hladik, C.M. & Bahuchet, S. (1994). Perception and utilization of rain forest fruits and honey by the Aka Pygmies (Central African Republic). In B. Thierry, J.R. Anderson & J.J. Herrenschildt (Eds.), *Selected Proceedings of the XIVth Congress of the International Primatological Society* (Volume I, pp. 155-159). Strasbourg: Editions de l'Université Louis Pasteur.

- Hladik, C.M. Chivers, D.J. & Pasquet, P. (1999). On diet and gut size in non-human primates and humans: is there a relationship to brain size? *Current Anthropology*, 40, 695-697.
- Hladik, C.M. & Gueguen, L. (1974). Géophagie et nutrition minérale chez les primates sauvages. *C. R. Académie des Sciences, Paris* 279, 1393-1396.
- Hladik C. M. & Hladik A. (1972). Disponibilités alimentaires et domaines vitaux des Primates à Ceylan. *La Terre et la Vie*, 26, 149-215.
- Hladik, C.M. & Hladik, A. (1988). Sucres et “ faux sucres ” de la forêt équatoriale : évolution et perception des produits sucrés par les populations forestières d’Afrique. *Journ. d’Agric. Trad. et de Bota. Appl.*, 35, 51-66.
- Hladik, C.M. & Pasquet, P. (1999). Évolution des comportements alimentaires : adaptations morphologiques et sensorielles. *Bulletins et Mémoires de la Société d’Anthropologie de Paris*, 11, 307-332.
- Hladik, C.M., Pasquet, P., Danilova, V. & Hellekant, G. (2003, soumis) — The evolution of taste: psychophysics and taste nerves tell the same story in human and non-human primates. *C.R. Acad. Sci, Paris*.
- Hladik, C.M., Robbe, B. & Pagezy, H. (1986). Sensibilité gustative différentielle des populations Pygmées et non Pygmées de forêt dense, de Soudaniens et d’Eskimos, en rapport avec l’environnement biochimique. *C. R. Acad. Sc. Paris, (série III)*, 303, 453-458.
- Hladik, C.M. & Simmen, B. (1996). Taste perception and feeding behavior in non-human primates and human populations. *Evolutionary Anthropology*, 5, 58-71.
- Huffman, M.A. (1995). La Pharmacopée des chimpanzés. *La Recherche*, 280, 66-71.
- Huffman, M.A. & Seifu, M. (1989). Observations on the illness and consumption of a possibly medicinal plant *Vernonia amygdalina* (Del.), by a wild chimpanzee in the Mahale Mountains National Park, Tanzania. *Primates*, 30, 51-63.
- Iaconelli, S. & Simmen, B. (1999). Palatabilité de l’acide tannique dans une solution sucrée chez *Microcebus murinus* : variation saisonnière et implication dans le comportement alimentaire. *Primatologie*, 2, 421-434.
- Jackson, F.L.J. (1996). Les conséquences bioculturelles de la consommation du manioc (*Manihot esculenta*) sur le métabolisme et la micro-évolution de l’Homme. In C.M. Hladik, A. Hladik, H. Pagezy, O.F. Linares, G.J.A. Koppert & A. Froment (Eds.), *L’alimentation en forêt tropicale : interactions bioculturelles et perspectives de développement* (pp. 511-536). Paris: UNESCO.
- Johns, T. & Duquette, M. (1991). Detoxification and mineral supplementation as function of geophagy. *Am. J. Clin. Nutr.*, 53, 448-456.
- Johns, T. (1999). The chemical ecology of human ingestive behaviors. *Annu. Rev. Anthropol.* 28, 27-50.
- Kawamura, Y. & Kare, M.R., Eds. (1987). *Umami: A Basic Taste*. New York: Marcel Dekker.
- Krief, S. Bories, C. Grellier, P. Guillot, J. Hladik, C.M., Loiseau, P. Madulo-Leblond, G. & Sévenet, T. (2002). Activités antiparasitaires de plantes consommées par les chimpanzés (*Pan troglodytes schweinfurthii*) Kanyawara, Ouganda. *Congress of the International Primatological Society*, Beijing.
- Krief, S., Bories, C. & Hladik, C.M. (2003, sous presse). Résultats des examens parasitologiques de selles pratiqués sur une population de chimpanzés sauvages (*Pan troglodytes schweinfurthii*) d’Ouganda. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique*.
- Lebreton, P. (1982). Tannins et alcaloïdes : deux tactiques phytochimiques de dissuasion des herbivores. *Revue d’Ecologie*, 36, 539-572.
- Lebreton, P., Nader, S., Barbero, M., Gallet, C. & Hubert, B. (1997). Sur la structuration biochimique des formations végétales secondaires méditerranéennes. *Revue d’Ecologie (Terre et Vie)*, 52 :221-238.
- Mahaney, W.C. Hancock, R.G.V. Aufreiter, S. & Huffman, M.A. (1996). Geochemistry and clay mineralogy of termite mound soil and the role of geophagy in chimpanzees of the Mahale Mountains, Tanzania. *Primates* 37, 121-134.

- Petter, J.J. & Hladik, C.M. (1970). Observations sur le domaine vital et la densité de population de *Loris tardigradus* dans les forêts de Ceylan. *Mammalia*, 34, 394-409.
- Ramos-Elorduy, J. (1996). Rôle des insectes dans l'alimentation en forêt tropicale. In C.M. Hladik, A. Hladik, H. Pagezy, O.F. Linares, G.J.A. Koppert & A. Froment (Eds.), *L'alimentation en forêt tropicale : interactions bioculturelles et perspectives de développement* (pp. 371-382). Paris: UNESCO.
- Robbe, B. et Hladik, C.M. (1994). Taste responses, food choices and salt perception among the Inuit of Greenland. In B. Thierry, J.R. Anderson & J.J. Herrenschildt (Eds.), *Selected Proceedings of the XIVth Congress of the International Primatological Society* (Volume I. pp. 151-154) Strasbourg: Editions de l'Université Louis Pasteur.
- Rozin, P. (1990). Acquisition of stable food preferences. *Nutrition Reviews*, 48, 106-113.
- Simmen, B. (1992). Seuils de discrimination et réponses supraliminaires à des solutions de fructose, en fonction du régime alimentaire des primates Callitrichidae. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 315, sér. III, 155-160.
- Simmen, B. (1997). Food preferences in neotropical primates in relation to taste sensitivity. In H. Macbeth (Ed.), *Food preferences and taste. Continuity and change* (pp. 27-37). Oxford: Berghahn Books.
- Simmen, B., Hladik, A., Ramasiarisoa, P., Iaconelli, S. & Hladik, C.M. (1999). Taste discrimination in lemurs and other primates, and the relationships to distribution of plant allelochemicals in different habitats of Madagascar. In B. Rakotosamimanana, H. Rasamimanana, J.U. Ganzhorn & S.M. Goodman (Eds.), *New Directions in Lemur Studies* (pp. 201-219). New York: Kluwer Academic/Plenum Press.
- Simmen, B. & Hladik, C.M. (1993). Perception gustative et adaptation à l'environnement nutritionnel des Primates non humains et des population humaines. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, n. s. 5, 343-354.
- Simmen, B. & Hladik, C.M. (1998). Sweet and bitter taste discrimination in Primates: Scaling effects across species. *Folia Primatologica*, 69, 129-138.
- Steiner, J.E. Glaser, D. Hawilo, M.E. & Berridge, K.C. (2001). Comparative expression of hedonic impact: affective reactions to taste by human infants and other primates. *Neuroscience and Behavioral Reviews*, 25, 53-74.
- Struhsaker, T.T. Cooney, D.O. & Siex, K.S. (1997). Charcoal consumption by Zanzibar red colobus monkeys: its function and its ecological and demographic consequences. *International Journal of Primatology*, 18, 61-72.
- Takeda, J. & Sato, H. (1996) — Stratégies de subsistance et apports en protéines du régime alimentaire des cultivateurs Ngandu et Boyela de la Cuvette Centrale du Zaïre. In Hladik, C.M. Hladik, A. Pagezy, H. Linares, O.F., G.J.A Koppert et Froment, A. (Eds.), *L'alimentation en forêt tropicale : interactions bioculturelles et perspectives de développement* (pp. 771-780). Paris: UNESCO.
- Teleki, G. (1973) — The predatory behavior of wild chimpanzees. Bucknell University Press, Lewisburg.
- Terborgh, J. (1983). *Five New World primates. A study in comparative ecology*. Princeton: Princeton University Press.
- Ungar, P.S. (1995). Fruit preferences of four sympatric primate species at Ketambe, Northern Sumatra, Indonesia. *International Journal of Primatology*, 16, 221-245.
- Wrangham, R.W. (1977) — Feeding behaviour of chimpanzees in Gombe National Park. In Clutton-Brock, T.H. (Ed.), *Primate ecology: studies of feeding and ranging behaviour in lemurs, monkeys and apes* (pp. 504-538). London: Academic Press.
- Wrangham, R.W. (1979) — Sex differences in chimpanzee dispersion. In Hamburg, D.A. & McCown, E.R. (Eds.), *Perspectives on human evolution*. pp. 481-489. Benjamin/Cummings. Menlo Park.
- Wrangham, R.W., Holland Jones, J., Laden, G. Pilbeam, D. & Conklin-Brittain, N.L. (1999) — The raw and the stolen: cooking and the ecology of human origins. *Current Anthropology*, 40, 567-594.
- Wrangham, R.W., & Waterman, P.G. (1983). Condensed tannins in fruits eaten by chimpanzees. *Biotropica*, 15, 217-222.